

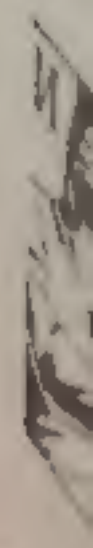
РАЗВИ-
ТИЕ
МОЗГА
РЕБЕНКА



РАССКАЗЫ МЕДИЦИ

РАЗВИТИЕ МОЗГА РЕБЕНКА

Под редакцией
действительно
профессора С.



АКАДЕМИЯ МЕДИЦИНСКИХ НАУК СССР

РАЗВИТИЕ МОЗГА РЕБЕНКА

Под редакцией
действительного члена АМН СССР
профессора С. А. САРКИСОВА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «МЕДИЦИНА» ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ · 1965

Издание представляет интерес для врачей-невропатологов, психиатров, нейрохирургов, педиатров, а также физиологов и педагогов, работающих над вопросами нормы и патологии детского возраста.

В книге освещается развитие структурных особенностей коры, подкорковых образований, различных звеньев анализаторов и проводящих путей. В общей части приводятся закономерности развития центральной нервной системы, в специальной части — данные о развитии отдельных областей мозга, связанных с тем или иным анализатором или с межанализаторными зонами. Подобных обобщающих работ, охватывающих развитие коры и подкорковых образований на разных этапах пре- и постнатальной жизни, ни в отечественной, ни в зарубежной литературе до настоящего времени не было.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Е. П. КОНОНОВА, Г. И. ПОЛЯКОВ, Н. С. ПРЕОБРАЖЕНСКАЯ,
С. А. САРКИСОВ (отв. редактор), И. А. СТАНКЕВИЧ,
И. Н. ФИЛИМОНОВ

ИЗДАНИЕ ОДОБРЕНО И РЕКОМЕНДОВАНО К ПЕЧАТИ
РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКИМ СОВЕТОМ
АКАДЕМИИ МЕДИЦИНСКИХ НАУК СССР

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Общие закономерности развития центральной нервной системы. Классификация архитектурных формаций коры большого мозга. <i>И. Н. Филимонов</i>	11
Глава II. Развитие новой коры большого мозга в течение первой половины внутриутробной жизни. <i>Г. И. Поляков</i>	22
Последовательные стадии формирования новой коры (неокортекса) и прогрессивной дифференцировки слоев	—
Особенности обособления и формирования новой коры по поверхности полушария	31
Местные особенности дифференцировки новой коры на слои	33
О некоторых онто-филогенетических соотношениях в развитии корковых формаций	49
Глава III. Развитие функций анализаторов в онтогенезе. <i>А. А. Волохов</i>	53
Развитие высшей нервной деятельности и функций анализаторов у животных в онтогенезе	60
Развитие функций анализаторов у человека в онтогенезе	64
Глава IV. Затылочная область. Наружное коленчатое тело, подушка зрительного бугра и другие подкорковые образования зрительного анализатора. <i>Н. С. Преображенская</i>	87
Борозды и извилины	91
Цитоархитектоника	92
Кора затылочной области	—
Наружное коленчатое тело	100
Подушка зрительного бугра	102
Переднее двухолмие	103
Заключение	104
Глава V. Височная область. Внутреннее коленчатое тело, слуховой анализатор. <i>В. А. Абовян, А. С. Арутюнова, И. И. Глезер, Т. М. Мохова</i>	108
Борозды и извилины	112
Цитоархитектоника	—
Верхняя височная подобласть	114
Средняя височная подобласть	115
Нижняя височная подобласть	118
Височно-теменно-затылочная подобласть	123
Внутреннее коленчатое тело	124
Заключение	128
Глава VI. Нижняя теменная область. <i>И. А. Станкевич</i>	129
Борозды и извилины	129
Цитоархитектоника	130
Заключение	137
Глава VII. Постцентральная и верхняя теменная области, зрительный бугор, нежные и клиновидные ядра, кожный анализатор. <i>В. М. Минаева</i>	139
Борозды и извилины	140
	395

Цитоархитектоника	141
Постцентральная область	142
Верхняя теменная область	145
Зрительный бугор	151
Нежные и клиновидные ядра продолговатого мозга	153
Заключение	154
Глава VIII. Прецентральная область. Стриопаллидум, красное ядро, черная субстанция, люисово тело. Двигательный анализатор. Л. А. Кукуев	160
Борозды и извилины	161
Цитоархитектоника	162
Кора прецентральной области	—
Подкорковые образования (хвостатое ядро, скорлупа, безымянная субстанция, бледный шар, люисово тело, красное ядро, черная субстанция)	165
Заключение	169
Глава IX. Лобная область. Е. П. Кононова	174
Борозды и извилины	176
Цитоархитектоника	177
Заключение	191
Глава X. Инсулярная область. И. А. Станкевич	193
Борозды и извилины	194
Цитоархитектоника	196
Заключение	202
Глава XI. Лимбическая область. Н. И. Цинда	205
Борозды и извилины	—
Цитоархитектоника	206
Заключение	217
Глава XII. Древняя, старая и межуточная кора. Миндалевидное ядро. Ограда. И. Н. Филимонов	218
Борозды и извилины	223
Цитоархитектоника	225
Древняя кора (палеокортекс)	—
Перипалеокортикальная зона	227
Старая кора (архикортекс)	228
Периархикортикальная зона	230
Миндалевидное ядро	236
Ограда, claustrum	237
Заключение	239
Глава XIII. Онтогенез проводящих путей мозга человека. С. Б. Дзугаева	240
Заключение	255
Рисунки	257
Литература	373

Под редакцией

Саркисова Семена Александровича

РАЗВИТИЕ МОЗГА РЕБЕНКА

Редактор Н. Н. Кудрявцева

Художественный редактор А. Д. Бухаров

Техн. редактор А. Б. Ящуржинская Корректоры Г. В. Ананьев и А. Ф. Шенелева

Переплет художника В. Н. Сабурова

Сдано в набор 4/IX 1964 г. Подписано к печати 26/I 1965 г. Формат бумаги 70×100¹/₁₆ д. л.
Бум. л. 12,375. Печ. л. 24³/₄. Условных 31,92 л. Уч.-изд. л. 26,56. Тираж 3000 экз. ЛН-66.
Заказ 1379. Цена 2 р. 01 к.

Издательство «Медицина», Ленинградское отделение. Ленинград, Д-104, ул. Некрасова, 10.
Ленинградская типография № 4 Главполиграфпрома Государственного комитета Совета Министров СССР по печати, Социалистическая, 14.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Цель настоящей работы — обобщение данных, характеризующих развитие большого мозга человека, начиная с ранних стадий эмбриональной жизни.

Тесная взаимосвязь структуры и функции четко выступает на протяжении всего онтогенеза мозга. Особенности развития корковых и подкорковых образований на каждом этапе развития свидетельствуют о динамике сложных механизмов высшей нервной деятельности во взаимосвязи с внешней средой. Различная степень процесса созревания анализаторов и их связей соответствует формированию физиологических механизмов. Авторы сопоставили сложную перестройку соотношений морфологических структур, происходящую на разных стадиях эмбрионального и постэмбрионального онтогенеза, с развитием взаимодействия корковых и подкорковых механизмов, регулирующих деятельность коры больших полушарий. При этом усложнение и дифференцировка корковых и подкорковых структур в системе анализаторов расценивались как определенный морфологический коррелят сложных физиологических процессов.

Изучение цитоархитектонического и нейронного строения, межнейронных связей, проводящих путей, наряду с анализом количественных показателей, обнаруживает своеобразие формирования различных звеньев анализаторов и определенные их соотношения в онтогенезе.

Положенные в основу настоящей монографии данные цитоархитектонических исследований сопоставлены с особенностями нейронного строения, а также с данными, полученными другими методиками.

Весь представленный материал базируется на единой классификации структур коры и подкорковых образований.

В онтогенетических исследованиях, включенных в настоящую книгу, области коры большого мозга рассматриваются как корковые концы определенных анализаторов, что и отражено в заглавных обозначениях некоторых разделов (зрительный анализатор — затылочная область, слуховой анализатор — височная область, кожный анализатор — постцентральная и верхняя теменная области, двигательный анализатор — прецентральная область). Проведение подобных сопоставлений невозможно в отношении таких областей, как лобная, нижняя теменная, инсулярная, лимбическая, а также областей древней, старой и межучной коры, функциональное значение которых еще недостаточно выяснено. В связи с этим в названиях соответствующих глав не указано их

отношение к тому или иному анализатору. Однако в материале этих глав читатель найдет по возможности всестороннее обсуждение вопроса о месте и роли данной корковой области в системе анализаторов на основе данных клиники, физиологического эксперимента, а также на основе обобщения результатов морфологических исследований.

По данным Г. И. Полякова, новая кора появляется у человека к двум месяцам внутриутробной жизни и в дальнейшем своем развитии обнаруживает закономерные изменения.

При изучении ее формирования на ранних стадиях онтогенеза показана специфичность процесса обособления закладок новой коры, дана морфологическая характеристика различных структур коры в их динамике.

Детально прослежены процессы миграции невробластов из зародышевого слоя стенки полушария в корковую пластинку на ранних стадиях онтогенеза. Выяснилось, что в зоне формирования новой коры, наиболее сложно дифференцированной и богатой клеточными элементами, миграция невробластов протекает в более интенсивном темпе и растягивается на значительно больший отрезок пренатального онтогенеза, чем в зонах формирования эволюционно более старых территорий коры (древняя, старая и межуточная кора по классификации И. Н. Филимонова).

Наряду с этим было изучено тонкое последовательное усложнение структуры клеточных элементов, связанное с их развитием и созреванием в течение пренатального онтогенеза в закладках различных областей и полей новой коры. Установлено, что преобразование невробластов в юные формы нейронов происходит в разные сроки и протекает неравномерно по всей поверхности полушария. В пределах каждой области или поля могут быть выделены определенные комплексы нейронов, развитие которых характеризуется наибольшей интенсивностью на разных стадиях зародышевой жизни, в соответствии с общей последовательностью прогрессивной дифференцировки различных слоев коры.

На 5-м лунном месяце, когда еще нет большинства борозд, в корковой пластинке уже обнаруживаются различно построенные участки, из которых в дальнейшем формируются цитоархитектонические поля. К шести лунным месяцам почти во всех областях коры отмечаются образования семи основных слоев. Каждая корковая область и каждое архитектурное поле на разных стадиях индивидуальной жизни обладают характерными особенностями развития. Важное значение имеет установление сроков и темпов развития определенных морфологических структур большого мозга, поскольку начало функционирования различных анализаторов находит свое отражение в процессе формирования корковых и подкорковых образований.

При изучении онтогенеза человека установлено, что формирование корковых и подкорковых структур различных анализаторов завершается в различные сроки. Области коры, а также подкорковые образования, более старые по своему филогенетическому происхождению, формируются в более ранние сроки, чем области, имеющие сложные функциональные отношения и более новые по своему филогенетическому происхождению.

Так, корковый конец зрительного анализатора, одного из главных анализаторов, ориентирующих организм человека в окружающей среде, — затылочная область коры — формируется довольно рано в процессе пренатального развития.

В 6 лунных месяцев выделены все три поля этой области, причем в поле 17 в этом периоде уже отмечается разделение слоя IV на 3 подслоя. Эти данные подтверждают мнение И. Н. Филимонова (1929) и Г. И. Полякова (1949) о том, что поле 17 уже с 6 лунных месяцев имеет сложно построенный слой IV и опровергает точку зрения Бродмана (1909) о том, что поле 17 проходит через шестислойный тип развития, прежде чем приобретает восьмислойное строение.

После рождения кора затылочной области приближается по строению к мозгу взрослого человека раньше некоторых других областей, что зависит по всей вероятности от сравнительно раннего включения в деятельность зрительного анализатора. Интересен факт несколько более раннего развития в пренатальном онтогенезе подкорковой части зрительного анализатора — наружного коленчатого тела, что, видимо, связано с более ранним началом функционирования подкоркового звена этого анализатора (Н. С. Преображенская).

Сходные соотношения устанавливаются для двигательного и кожного анализатора. Как известно, двигательный анализатор начинает функционировать непосредственно после рождения ребенка и в дальнейшем деятельность его неизмеримо усложняется. Изучение хода созревания структур полей 4 и 6 прецентральной области — ядра двигательного анализатора — показало (Л. А. Кукуев), что по срокам первоначальной дифференцировки, а в дальнейшем по степени зрелости основных морфологических признаков развитие корковых формаций двигательного анализатора опережает развитие некоторых других ядерных зон коры большого мозга. Подкорковые образования, связанные с деятельностью этого анализатора, созревают несколько раньше, чем корковые его звенья. Относительно раннее созревание структур двигательного анализатора, очевидно, связано с развитием рефлекторных механизмов и отражает тесную связь структуры и функции.

Установлено, что дифференцировка в пределах ядра кожного анализатора, постцентральной области, а также в полях верхней теменной области, имеющей отношение к кожному анализатору, начинается несколько позднее, чем в структурах двигательного анализатора. Кожный анализатор человека, так же как и двигательный, начинает функционировать непосредственно после рождения. Поля постцентральной области, входящие в состав ядра кожного анализатора, к моменту рождения уже имеют все характерные признаки строения. В процессе постнатального онтогенеза происходит дальнейшее их совершенствование. Так же развивается и верхняя теменная область. Ядра зрительного бугра (особенно латеральное), связанные с кожным анализатором, развиваются почти одновременно с корой (В. М. Минаева).

Интересные закономерности получены при изучении височной области, верхней (А. С. Арутюнова), средней (В. А. Абовян) и нижней (И. И. Глезер) височных подобластей. Как показано в соответствующей главе, верхняя и средняя подобласти, наиболее тесно связанные

с деятельностью различных уровней слухового анализатора, развиваются несколько раньше, чем височно-теменно-затылочная подобласть (Т. М. Мохова). Последняя дифференцируется значительно позже, являясь, наряду с лобной и нижней теменной областями, наиболее новым (в филогенезе) приобретением мозга человека. Как показали онтогенетические исследования лобной области коры (Е. П. Кононова), ее поля созревают позднее, чем поля других, филогенетически более старых областей. Даже к 10—12 годам жизни некоторые поля лобной области оказываются еще недостаточно дифференцированными.

При исследовании формирования филогенетически молодой нижней теменной области (И. А. Станкевич) обнаружены те же закономерности, что и в лобной области, т. е. более позднее ее формирование. Так, например, радиальная исчерченность поперечника коры, характеризующая строение нижней теменной области, выявляется на более поздних стадиях внутриутробной жизни, чем в других областях. В нижней теменной области, связанной с тонкими движениями руки и с деятельностью второй сигнальной системы (чтение, письмо), обнаружено большое многообразие местных модификаций и пограничных структур.

Некоторые особенности, выявленные при изучении качественных и количественных признаков инсулярных полей в процессе индивидуального развития человека, заставляют предполагать, что инсулярные структуры участвуют в деятельности нескольких анализаторов (И. А. Станкевич).

Онтогенетические (Н. И. Цинда), так же как и ранее полученные филогенетические (И. А. Замбржицкий, 1959), данные позволили установить, что лимбическая область относится к новой коре, но по сравнению с другими областями новой коры она менее дифференцирована и развитие ее в онтогенезе заканчивается раньше ряда других областей. Внутри лимбической области развитие также идет неравномерно. Так, перитектальные поля, входящие в состав лимбической области, так же как и перипалеокортикальные поля инсулярной области, относящиеся по классификации И. Н. Филимонова к межуточной коре, развиваются несколько ранее, чем собственно лимбические поля. Предполагается, что более простая организация коры лимбической области, по сравнению с другими областями новой коры, свидетельствует о связи этой области с более простыми функциями (интероцептивный анализатор).

Изучение развития древней, старой и межуточной коры обнаружило при сопоставлении с новой корой ряд принципиальных различий (И. Н. Филимонов). Было установлено, что борозды и извилины в пределах этих структур закладываются и обособляются гораздо раньше, чем в новой коре, и на 5-м лунном месяце уже имеются все борозды, характеризующие мозг взрослого человека.

Иначе обстоит дело с развитием старой коры. Коровая пластинка старой коры, вопреки ожиданиям, формируется в онтогенезе человека позднее новой коры, но заканчивает свой морфогенез ранее, чем эта последняя. Таким образом, в целом старая кора совершает цикл своего развития гораздо более быстрыми темпами, чем новая кора.

Межуточная кора, отделяющая на всем протяжении древнюю и старую кору от новой, развивается в общем раньше, чем новая кора. Многочисленные формации, входящие в состав межуточной коры, осуществляют последовательные переходы к новой коре. В онтогенезе человека дифференцировка миндалевидного ядра на целый комплекс ядер, отделенных друг от друга медуллярными прослойками, предшествует цитоархитектонической их дифференцировке. Отмечены более быстрые темпы дифференцировки и роста клеток миндалевидного ядра (особенно ядер А и В) в сравнении с клетками коры периамигдаллярной области.

На основании особенностей развития ограда (claustrum) рассматривается как образование по происхождению межуточное между корковой пластинкой и полосатым телом.

В процессе онтогенеза, как и в филогенезе, миндалевидное ядро и ограда претерпевают существенные изменения топографических соотношений (И. Н. Филимонов).

Впервые в настоящем исследовании представлены количественные показатели, полученные на большом материале и характеризующие развитие мозга от ранних стадий пренатального онтогенеза до взрослого человека. Данные об изменении величины поверхности коры всего полушария и целом, отдельных областей и полей коры, их отношений между собой и отношений к поверхности коры мозга новорожденного и взрослого, позволили выявить некоторые закономерности развития мозга. Установлено, что от пяти лунных месяцев до взрослого поверхность коры увеличивается примерно в 30 раз. Темпы роста отдельных областей коры до рождения и после него неодинаковы, что связано в значительной мере с их филогенетическим происхождением и функциональными особенностями.

После рождения размеры таких областей, как лимбическая и инсулярная, по отношению ко всей коре не только не увеличиваются, но уменьшаются. Размеры поверхности коры верхней теменной и затылочной области остаются без изменений. Отношение величины поверхности коры нижней теменной, височной и лобной областей к величине поверхности всего полушария заметно возрастает и после рождения, а соответствующие показатели для пре- и постцентральной областей увеличиваются лишь незначительно.

Отмечено, что весьма интенсивный рост поверхности полушария в целом и его отдельных областей происходит в первые два года жизни. При этом поля, филогенетически более старые, достигают размеров поверхности взрослого быстрее, чем поля филогенетически более новые.

В развитии некоторых областей и полей обнаружены известные своеобразия. Так, обращает на себя внимание, что величина поверхности поля 17 по отношению к величине поверхности всего полушария в процессе индивидуального развития, несмотря на абсолютный рост, уменьшается. Этот факт, выявленный в онтогенезе (Н. С. Преображенская), согласуется с закономерностями филогенетического порядка (уменьшение относительной величины поверхности поля 17 от низших обезьян к высшим), установленными И. Н. Филимоновым (1933).

Обнаружены закономерности роста ширины коры в процессе развития. Помимо общего роста ширины коры $\approx 2\frac{1}{2}$ —3 раза, растут прогрессивно и отдельные ее слои. Особенно интенсивно растет слой III и наиболее интенсивно в филогенетически новых областях коры. Одним из признаков развития коры мозга, описанных в литературе (Конел, 1939, 1963) и установленных на большом материале в наших исследованиях, является уменьшение количества клеток на единицу площади, т. е. их более разреженное расположение. Особенно заметен этот процесс после рождения. Это связано, несомненно, со значительным ростом и усложнением отростков нервных клеток, особенно дендритов, рост которых способствует раздвиганию тел нервных клеток.

Дифференцировка клеточных элементов коры и подкорковых образований обуславливает степень функциональной готовности нервной системы и в то же время в известной мере стимулируется началом ее деятельности. Имеющиеся в литературе данные об образовании условных рефлексов у недоношенных детей свидетельствуют о том, что у детей с разными сроками недоношенности условные рефлексы образуются труднее, чем у рожденных в срок. Этот факт может быть объяснен различной степенью зрелости коры к моменту начала проявления нервной деятельности. Иллюстрацией могут служить особенности клеточного строения коры в процессе развития.

К моменту рождения происходит постепенная дифференцировка тела клеток и всего нейрона в целом, продолжающаяся и после рождения. Отсюда становится понятным, почему в период недостаточной зрелости коры, когда большинство клеток еще имеет характер невробластов, образование условных рефлексов в разные периоды недоношенности крайне затруднено. В то же время, очевидно, какое огромное воздействие на дальнейшее формирование коры мозга оказывает начало функционирования различных анализаторов. Это подтверждается большим скачком в степени зрелости коры мозга ребенка через 14 дней после рождения по сравнению с корой мозга новорожденного.

Как вытекает из материалов, полученных при изучении всех областей коры мозга, развитие их происходит неодновременно. На основе изучения клеточного строения мозга можно считать, что, помимо обонятельного анализатора, связанного в основном с древней корой, в новой коре раньше других приближаются к строению мозга взрослого корковые концы двигательного и кожного анализаторов, а также лимбическая область, связанная с интерорецепторами, и инсулярная область, функции которой предположительно связываются с обонятельным и речедвигательным анализаторами. Затем дифференцируются корковые концы зрительного и слухового анализаторов и верхняя теменная область, имеющая отношение к кожному анализатору. Значительно позднее приближаются к строению мозга взрослого такие эволюционно новые области, как лобная, нижняя теменная и височно-теменно-затылочная подобласть, связанные с несколькими анализаторами.

Установлено, что подкорковые звенья различных анализаторов также проходят определенные стадии развития в процессе пре- и пост-

натальной жизни. Весьма важные изменения в структуре подкорковых образований происходят на ранних стадиях пренатального онтогенеза. Среди подкорковых образований двигательного анализатора обнаружено своеобразие развития внутреннего членика бледного шара, перемещающегося по направлению к наружному членику. Так же изменяет свое положение в определенном направлении и люисово тело. В результате перемещений подкорковых образований двигательного анализатора, происходящих в онтогенезе, в мозгу взрослого не удается установить точной границы между конечным и межуточным мозгом.

В процессе развития выявляются изменения топографических отношений и в наружном коленчатом теле — подкорковой части зрительного анализатора. Оно перемещается из дорсо-латерального в вентро-медиальное положение, чему соответствуют и сложные взаимоотношения между дорсальным и вентральным наружными коленчатыми телами и предколенчатым ядром.

На протяжении второй половины пренатального онтогенеза установлена интересная взаимозависимость между развитием коры и подкорковыми образованиями. Отмечено, что в тот период, когда происходит дифференцировка цитоархитектонических полей двигательного анализатора, дифференцируются и клетки подкорковых образований (например, появление крупных и мелких клеток в стриатуме, красном ядре). Отмечена взаимозависимость между развитием полей коры зрительного анализатора и наружным коленчатым телом.

На основании всех проведенных исследований можно считать установленным, что подкорковые образования растут и развиваются вплоть до взрослого состояния. Эти данные, полученные при изучении клеточного строения коркового конца и подкорковых образований различных анализаторов, дают все основания, вопреки мнению некоторых зарубежных авторов, для утверждения положения о взаимосвязи развития коры и подкорковых образований, а также о продолжающемся развитии не только коры, но и ближайшей подкорки до взрослого состояния.

Изучение проводящих путей в онтогенезе человека (С. Б. Дзугаева) выявило определенную последовательность их формирования, которая согласуется с данными клиники и физиологических наблюдений. Наиболее рано развиваются проекционные пути, затем комиссуральные, наиболее поздно и наиболее интенсивно происходит формирование ассоциационных проводящих путей. Своеобразие развития ассоциационных путей связано с развитием коры, усложнением корковых структур и характеризует развитие мозга человека.

Особенности формирования структуры коры и подкорковых образований в значительной мере совпадают с формированием высшей нервной деятельности ребенка. Морфологическое развитие анализаторных систем человека начинается, как известно, еще в пренатальном периоде. Обнаружение у плодов человека защитно-оборонительных, пищевых (сосание, глотание), шейнотонических и лабиринтных рефлексов свидетельствует о деятельности нервной системы плода. Функционирование в период внутриутробной жизни таких анализаторов, как слуховой и зрительный, подвергается сомнению.

По данным А. А. Волохова и других авторов, ранние условные рефлексы у детей являются неустойчивыми и слабо выраженными. Выделено несколько стадий становления и развития условнорефлекторной деятельности ребенка.

В первые недели после рождения достигают определенной зрелости корковые концы отдельных анализаторов, что подтверждается образованием условных рефлексов (А. А. Волохов). Известно, что условные рефлексы в периоде после рождения начинают вырабатываться с различных анализаторов неодновременно. На первом и втором месяце жизни образуются безусловные и вырабатываются условные рефлексы на тактильные, вкусовые и обонятельные раздражения. Наиболее простые условные рефлексы с двигательного анализатора образуются также в ранние периоды после рождения, но вследствие сложности двигательного анализатора, включающего в себя речевые функции, завершение его формирования как целостной функциональной системы происходит довольно медленно и более длительное время.

Условные рефлексы с других анализаторов — зрительного и слухового начинают формироваться на 2-м месяце жизни. Отмечается, что формирование рефлексов со слухового анализатора происходит несколько раньше, чем со зрительного.

Наиболее характерные изменения в высшей нервной деятельности ребенка происходят в 2 года, 4 года и 7 лет. В это же время, как показывают представленные материалы, происходит дальнейшее качественное совершенствование коры больших полушарий и изменение количественных показателей.

Совершенствование коры мозга после рождения является основой дальнейшего развития высшей нервной деятельности ребенка и, в частности, формирования второй сигнальной системы.

В подготовке к изданию настоящей монографии, помимо авторского коллектива, принимали участие научно-технические работники Института мозга: старшие лаборанты П. Я. Трофимова, Е. В. Бронникова, В. С. Феоктистова, заведующий фотолабораторией А. А. Кудряшов, художники В. А. Нилова и Р. И. Минакова. Библиографический указатель составлен Н. Г. Филатьевой.

Действ. чл. АМН СССР проф С. А. Саркисов

Заклад
ство с зак
в 1871 г. у
эмбриологи
ществующе
ных образу
дышевого л
лишенным п
из наружно
трубки. Сове
ной системы
сложных и с
способности к н
намеченной д
как бы пора
торной деятел
Уже очен
ных в передн
из эктодермал
Ее клетки от
большой велич
В дальнейшем
ларный желоч
над chorda d
друг другу и з
ная трубка. Э
стью покрывае
лярного желоб
в ретроальном
(cristae neuralis)

Глава I

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ. КЛАССИФИКАЦИЯ АРХИТЕКТОНИЧЕСКИХ ФОРМАЦИЙ КОРЫ БОЛЬШОГО МОЗГА

Закладка нервной системы позвоночных имеет несомненное сходство с закладкой нервной системы беспозвоночных, как на это еще в 1871 г. указал А. О. Ковалевский в своей классической работе по эмбриологии червей и членистоногих. Однако имеются и весьма существенные различия. В то время как нервная система беспозвоночных образуется путем отслоения (деламинации) из наружного зародышевого листка и представлена компактным клеточным скоплением, лишенным просвета, у позвоночных она образуется путем инвагинации из наружного зародышевого листка и формирования медуллярной трубки. Совершенно иным образом идет и дальнейшее развитие нервной системы, обеспечивающее развитие у позвоночных гораздо более сложных и совершенных форм ее деятельности и, прежде всего, способности к накоплению индивидуальных навыков, сравнительно слабо намеченной даже у самых высших представителей беспозвоночных, как бы поразительно ни были развиты формы их безусловнорефлекторной деятельности, их инстинкты.

Уже очень рано на дорсальной поверхности зародыша позвоночных в передней его части дифференцируется пологая ямка, состоящая из эктодермальных клеток, — так называемая медуллярная пластинка. Ее клетки отличаются от обычных эктодермальных клеток гораздо большей величиной, удлиненностью в дорсо-вентральном направлении. В дальнейшем медуллярная пластинка углубляется и образует медуллярный желобок, располагающийся, как и медуллярная пластинка, над *chorda dorsalis*. Края медуллярного желобка растут навстречу друг другу и затем смыкаются, в результате чего возникает медуллярная трубка. Эктодерма нарастает над медуллярной трубкой и полностью покрывает ее дорсальную поверхность. Уже до перехода медуллярного желобка в медуллярную трубку на границе ее с эктодермой в ростральном отделе образуются с обеих сторон ганглиозные валики (*cristae neurales*), в каудальном отделе они возникают только после

перекрытия медуллярной трубки эктодермой. Образующие ганглиозные валики клетки частью происходят из медуллярной трубки, частью же мигрируют из прилежащей эктодермы. В дальнейшем ганглиозные валики отделяются от медуллярной трубки, клетки их образуют как покровные и шванновские, так и ганглиозные клетки межпозвоночных узлов и соответствующих узлов церебральных нервов. Вначале ганглиозные клетки биполярны, затем псевдоуниполярны, за исключением спирального и вестибулярного ганглиев, где они и у взрослых сохраняют биполярную форму. Помимо межпозвоночных узлов, ганглиозные валики являются закладкой также и ганглиев симпатической нервной системы.

В начальных стадиях развития медуллярная трубка в каудальном конце сохраняет утрачиваемую в дальнейшем развитии связь с кишечной трубкой (*canalis neurentericus*, рис. 1, I, *cn.*). В ростральном конце она вначале также открыта, образуя невропор (*neurorogus*, рис. 1, I, *np*), который в дальнейшем замыкается (рис. 1, II, *rn*). В месте замыкания невропора возникает замыкательная, или конечная, пластинка (*lamina terminalis*), представляющая собою переднюю стенку переднего мозга или проэнцефалона (см. ниже).

Клетки медуллярной трубки быстро пролиферируют и образуют многослойное скопление, окружающее ее просвет, или так называемый центральный канал. Снаружи и внутри они прилегают к ограничивающим их мембранам, наружной и внутренней. В самих клетках происходит дифференцировка на элементы двух родов: на невробласты, которые в дальнейшем превращаются в ганглиозные клетки, и на спонгиобласты, которые в дальнейшем образуют клетки глии. Вначале ганглиозный опорный аппарат медуллярной трубки состоит из отростков клеток эпендимы, выстилающей полость центрального канала. В дальнейшем спонгиобласты мигрируют (астроциты, олигодендроглия), исходное положение занимают только клетки эпендимы, но длинные их отростки, доходящие до периферии, сохраняются только в *septum posterius* спинного мозга.

Большое значение имеет неравномерность роста перивентрикулярных (окружающих центральный канал медуллярной трубки) клеточных скоплений. Дорсальная и вентральная (*Deckplatte* и *Bodenplatte* Гиса — *His*) стенки медуллярной трубки сильно отстают в росте в сравнении с боковыми ее стенками. Мощно развивающиеся боковые стенки делятся ясно выраженной в процессе онтогенеза пограничной бороздой (*sulcus limitans* Гиса) на вентрально расположенную основную пластинку (*Grundplatte* Гиса или *pars basalis*) и на дорсально расположенную крыловидную пластинку (*Flügelplatte* Гиса или *pars alaris*). Основная пластинка соответствует первичным двигательным, а крыловидная — первичным рецепторным центрам. В области же самой пограничной борозды, т. е. в области, расположенной между моторной и рецепторной пластинками, располагаются вегетативные центры, обеспечивающие витальные функции (ретикулярная формация, ядра симпатической и парасимпатической системы). В целом в боковой стенке располагаются таким образом в дорсо-вентральном направлении соматорецепторная пластинка, висцерорецепторная пластинка, висцеромо-

горная пластинка и соматомоторная пластинка. Моторная и рецепторная пластинки простираются не одинаково далеко в ростральном направлении: пограничная борозда доходит только до переднего мозга (до recessus mamillaris, по некоторым авторам, — до recessus opticus) и вместе с ней здесь заканчивается соматомоторная пластинка. Таким образом, конечный мозг (см. ниже) представляет собой производное первичной рецепторной пластинки, что имеет, разумеется, очень большое значение для понимания истинной сущности его функций и что полностью согласуется с учением И. П. Павлова о больших полушариях как о системе анализаторов.

В соответствии с изменением конфигурации рострального конца медуллярной трубки, образующего головной мозг, в нем изменяется остающееся для спинного мозга характерным и в дальнейшем расположение описанных выше пластинок. Основное значение имеет здесь изменение конфигурации центральной полости. В спинном мозгу и основная, и крыловидная пластинки сближены с таковыми же пластинками противоположной стороны. В ромбовидном мозгу (см. ниже) сближенными остаются только основные, или двигательные, пластинки, крыловидные же пластинки, соответствующие чувствительным ядрам, расходятся в стороны. В соответствии с этим полость центрального канала сильно расширяется, образуя так называемую ромбовидную ямку (fossa rhomboidea), дно которой занимают и двигательные, и висцеральные, и чувствительные ядра. При этом соматомоторные ядра оказываются близкими к средней линии, соматосенсорные ядра смещаются кнаружи, занимая крайнее латеральное положение, ■ висцеральные ядра располагаются между соматомоторными и соматосенсорными ядрами. Особенностью строения ромбовидного мозга является при этом отсутствие весьма характерного для спинного мозга соответствия между передними и задними корешками. Соматомоторные нервы (подъязычный, отводящий ■ глазодвигательный) вообще не имеют заднекорешковых компонентов. Смешанные языкоглоточный, блуждающий, лицевой и тройничный нервы ■ их двигательных порциях покидают ствол не как передние корешки, ■ вместе с задними чувствительными корешками. Объясняется это тем, что указанные нервы по своему происхождению относятся к жаберным, т. е. висцеральным нервам. Как известно, у низших позвоночных и в спинном мозгу задние корешки содержат не только соматосенсорные и висцеросенсорные, но и висцеромоторные волокна. Через задние же корешки идут и соматорецепторные вестибулярные и кохлеарные нервы.

Невробласты, вначале лишенные отростков, обнаруживают наличие фибриллярной структуры ■ самом теле клетки (neuroreticulum), окружающей ее ядро. Далее из этой фибриллярной структуры формируются сначала один, а затем два противоположно направленных отростка (биполярные невробласты). Первоначальная биполярная форма, однако, непостоянна, центральный отросток исчезает, а отросток, направленный к периферии, обнаруживает усиленный рост и образует аксон нервной клетки. Аксоны одних клеток остаются в пределах медуллярной трубки и образуют слой, располагающийся между серым веществом, связанным с материнским слоем, и наружной пограничной

мембраной. Аксоны других клеток идут за пределы этой мембраны и направляются к соответствующим миотомам (осевые цилиндры двигательных нервов). Развитие дендритов падает на более поздний период развития, чем развитие аксонов.

Большое значение в развитии центральной нервной системы принадлежит миграции невробластов. Связанные в стадии медуллярной трубки с материнским слоем (*matrix*), окружающим центральный канал, в дальнейшем развитии они сохраняют эту связь только в известных отделах, в значительной же мере мигрируют, отделяясь от перивентрикулярных клеточных масс и образуя обособленные ядра или же формируя корковый клеточный слой, как это имеет место в коре больших полушарий и мозжечка.

В процессе роста, обусловливаемого пролиферацией перивентрикулярных клеток, их миграцией, ростом клеточных отростков, медуллярная трубка дифференцируется в продольном направлении на ряд отделов и прежде всего на спинной и головной мозг.

Головной мозг образуется из переднего отдела медуллярной трубки путем образования так называемых мозговых пузырей, возникающих вследствие неравномерного роста ее стенок. На первой стадии, еще до замыкания невропора, образуются два таких пузыря: архэнцефалон (см. рис. 1, I, *ac*), который расположен впереди хорды, и дейтерэнцефалон (*dc*), который на этой стадии лежит еще над передним концом хорды. Они ясно отделяются друг от друга вентральной складкой мозга (*plica ventralis encerephali*, *pv*). На следующей стадии дейтерэнцефалон делится в свою очередь на два пузыря. Таким образом, возникают три пузыря: передний мозг, или прозэнцефалон (см. рис. 1, II, *pc*), средний мозг, или мезэнцефалон (*mc*), и ромбовидный мозг или ромбэнцефалон (*rh*). Первый образуется из архэнцефалона, а два последних — из дейтерэнцефалона. Уже на стадии архэнцефалона в его области выпячиваются вентро-латерально путем эвагинации два первичных глазных пузыря (см. рис. 1, I, *ag*), ножки которых, сообщаящие их полость с полостью самого архэнцефалона, в последующем облитерируются и образуют зрительные нервы.

В дальнейшем развитии из трех пузырей образуются пять (см. рис. 1, III). В передней области прозэнцефалона возникает выбухание его впереди, образующее конечный мозг или телэнцефалон (*t*). Вначале он является непарным, в дальнейшем путем эвагинации в стороны возникают парные полушария, ограниченные полушарными бороздами (*sulci hemisphaerici*), которым в полости желудочка соответствуют *tori hemisphaerici*.

Оставшаяся неразделенной задняя часть прозэнцефалона получает название межуточного мозга, или диэнцефалона. В то же время ромбовидный мозг делится на два пузыря: на задний мозг, или метэнцефалон, и на миелэнцефалон, переходящий кзади в спинной мозг.

Таким образом, на этой стадии вся медуллярная трубка разделяется на следующие отделы (в ростро-каудальном направлении): два полушария телэнцефалона, или конечного мозга, диэнцефалон, или межуточный мозг, мезэнцефалон, или средний мозг, метэнцефалон, или задний мозг, миелэнцефалон и спинной мозг.

Соответственно делению медуллярной трубки подразделяется и ее полость. В области конечного мозга она образует парные боковые желудочки, в области межуточного мозга — III желудочек, в области среднего мозга — силвиев водопровод, в области ромбовидного мозга (метэнцефалон и миелэнцефалон) — IV желудочек и в области спинного мозга — центральный канал.

В дальнейшем развитии, вследствие неравномерности роста пузырей, конфигурация головного мозга сильно меняется и усложняется.

Особенно сложный путь проходит в процессе развития конечный мозг. В начальных стадиях полость бокового желудочка имеет чрезвычайно большие размеры в соответствии с относительно очень малой шириной латеральной, верхней и медиальной стенок полушария. Базальная стенка и в начальной стадии развития сильно утолщена и вдается в полость желудочка, образуя ганглиозный бугор (см. рис. 5). В среднем своем отделе он в ранних стадиях онтогенеза ясно подразделяется на латеральный и медиальный отделы. Из материнского слоя ганглиозного бугра дифференцируется стриатум (*nucleus caudatus* и *putamen*). Кзади дно бокового желудочка занято единым, имеющим округлую форму выступом базальной стенки, образующим амигдаловидный бугор. В дальнейшем из него дифференцируются ядра миндалевидного комплекса.

На базальной поверхности полушария в переднем его отделе уже в ранней стадии развития возникает путем эвагинации выбухание полости бокового желудочка, образующее обонятельный мозг (обонятельная луковица и обонятельный тракт), полость которого вначале сообщается с полостью желудочка, а в дальнейшем облитерируется. Соотношения здесь, таким образом, совершенно те же, что и в области глазного пузыря, являющегося результатом эвагинации стенки архэнцефалона, о чем уже говорилось в предыдущем.

Медиальная стенка конечного мозга представлена в ранних стадиях развития в своем нижнем отделе на значительном протяжении эпителиальной пластинкой сосудистого сплетения (*tela chorioidea*, *plexus chorioideus*), расположенной между *limbus medullaris* (в последующем свод, *fornix*) сверху и терминальной бороздкой (*sulcus terminalis*), граничащей с ганглиозным бугром, — снизу. В полость бокового желудочка эпителиальная пластинка вдается, образуя старейшую борозду конечного мозга, — *fissura chorioidea*. Ее отделы над бороздой и ниже борозды обозначаются как *lamina suprachorioidea* и *lamina infrachorioidea*. *Lamina infrachorioidea*, образуя в области терминальной борозды *lamina offixa* Гиса, переходит на наружную, имеющую косое направление стенку зрительного бугра, которая в дальнейшем, в связи с происходящими в процессе развития изменениями положения, принимает горизонтальное направление.

Большое значение в развитии конечного мозга имеет комиссуральная пластинка, представляющая собой возникающее уже очень рано утолщение, соединяющее спереди оба полушария и располагающееся кверху от терминальной пластинки. Таким образом, терминальная пластинка (рис. 2, *l.t.c*) граничит снизу с хиазмальной пластинкой (*Ch.P*), а сверху — с комиссуральной. В комиссуральной пластинке

закладываются *commissura anterior (Co.a)*, мозолистое тело (*Ba*) и располагающаяся между ними перегородка. Обнаруживаемый в процессе развития далекий рост мозолистого тела в направлении кзади идет, по Гохштеттеру (Hochstetter, 1919), только за счет увеличения клеток комиссуральной пластинки и за счет проникновения в нее волокон из обоих полушарий, а не за счет последующего сращения их медиальных стенок.

Весьма характерной особенностью развития полушарий конечного мозга является чрезвычайное увеличение их объема, обусловленное их ростом в направлении кпереди, в стороны, главным же образом кзади (рис. 3). В результате этого роста полушария в позднем онтогенезе и особенно у взрослого далеко превосходят по своей величине все остальные отделы головного мозга, вместе взятые, и в конечной стадии полностью перекрывают их сверху и с боков, оставляя их видимыми только снизу. Рост полушарий кзади в сильной степени увеличивается также и вследствие того, что у затылочного полюса они образуют изгиб кпереди, который ведет к образованию височной доли. Передний конец височной доли представлен височным полюсом, который в соответствии с ее ростом все более продвигается в процессе развития вперед.

Образование изгиба конечного мозга осуществляется ротацией полушарий, центр которой образуют базальные ганглии (полосатое тело) и прилежащая к ним кора. В результате возникает сильвиева ямка, которая в процессе развития постепенно оперкуляризуется свободно растущими областями полушария, образующими лобную, центральную, теменную и височную покрывки.

Вследствие ротации полушария полость бокового желудочка принимает сложную форму, подразделяясь на передний рог (лобная доля), центральную часть, задний рог (затылочная доля) и нижний рог (височная доля). Сильно изменяются и топографические соотношения. Архикортекс, или старая кора (см. ниже), располагающийся до ротации на медиальной стенке полушария ниже новой коры, после ротации (в височной доле) располагается выше новой коры и образует на значительном протяжении дно нижнего рога бокового желудочка. Кверху архикортекс в височной доле переходит в замыкающие нижний рог бокового желудочка бахромку (*fimbria*), являющуюся продолжением свода, хориоидальную пластинку и *lamina affixa*. Топографические соотношения в височной доле, таким образом, обратны тем соотношениям, которые имеются в верхнем отделе полушария, что легко объясняется самым фактом ротации.

О смещении кпереди и особенно кзади в процессе развития мозолистого тела (комиссуральная пластинка) в связи с ростом полушария уже упоминалось в предыдущем. Следует только указать, что размеры старой коры в области мозолистого тела сильно уменьшаются. Хорошо выраженные аммонов рог и зубчатая фасция остаются только в височной доле, над мозолистым же телом зубчатая фасция отсутствует, а аммонов рог сильно редуцируется, образуя *taenica tecta*.

Большие изменения в связи с ротацией полушария обнаруживает и положение миндалевидного комплекса. В то время как в ранних

стадиях развития головного мозга наблюдается в основном с базальной частью, что приводит к тому, что оболочки стенок кнутов. О развитии и которые и его коры (2/3) медиальной части. В очередь закладка височной коры внутриутробной коры.

Большие изменения клеточных элементов в области височной доли. Здесь наблюдается на большей части (Гис, 1904): материнский слой и слой бластов и слой нервной мембраны. Нервные клетки ограничивают бластов из материнского слоя. В скопления в височной доле, стенка материнского слоя (рис. 4.)

В дальнейшем пластинки, роговые эти процессы локализации может дать структуру о рациональных особенностях строения сохраняющей развитие. В более раннее в процессе развития (предварительных) главнейших,

2 Пол. ред. С. А.

стадиях развития амигдалоидный бугор располагается кзади от ганглиозного бугра, в поздних стадиях миндалевидный комплекс располагается в основном под полосатым телом. В то же время он смещается с базальной поверхности полушария на его медиальную стенку в связи с тем, что, наряду с ротацией полушария в направлении кпереди в височной области, имеет место и значительное смещение его базальной стенки кнутри.

О развитии борозд и извилин, которыми так богат мозг человека и которые имеют столь большое значение для увеличения поверхности его коры ($\frac{2}{3}$ ее расположены в глубине борозд), речь будет идти в специальной части. Здесь ограничимся только указанием, что в первую очередь закладываются борозды в области древней, старой и промежуточной коры (см. ниже), уже четко выраженные к началу 5-го месяца внутриутробной жизни, и что только позднее появляются борозды новой коры.

Большие изменения в процессе развития происходят в формировании клеточных скоплений центральной нервной системы, особенно сложные в области конечного мозга. Миграция невробластов направляется здесь в наружные отделы стенки полушария, которая уже рано на большей части полушария дифференцируется на три основных слоя (Гис, 1904): 1) прилегающий непосредственно к полости желудочка материнский слой (матрикс), состоящий из густого скопления невробластов и спонгиобластов и ограниченный снутри внутренней пограничной мембраной, 2) светлый межуточный слой, содержащий мигрирующие невробласты, и 3) свободный от клеток краевой слой, который ограничивается наружной пограничной мембраной. Миграция невробластов из материнского слоя через межуточный слой ведет к образованию на границе между краевым и межуточным слоями густого их скопления в виде так называемой корковой пластинки. Таким образом, стенка полушария оказывается состоящей уже из четырех основных слоев: материнского, межуточного, корковой пластинки и краевого слоя (рис. 4.)

В дальнейшем происходят сложные процессы расслоения корковой пластинки, рост и дифференцировка ее клеточных элементов. Изучение этих процессов имеет большое значение для решения одной из основных проблем теоретической и практической неврологии — проблемы локализации функций в коре большого мозга, поскольку только оно может дать материал для выяснения вопроса о взаимном соотношении структурных единиц коры в смысле их соподчинения, т. е. вопроса о рациональной классификации архитектурных формаций, особенностей строения которых должны соответствовать и их функциональные особенности. Исходя из сформулированного очень давно (1828), но сохраняющего полностью свое значение и в настоящее время «закона развития» Бэра («Морфологическое обособление есть образование частного из общего»), следует полагать, что признаки, появляющиеся всего ранее в процессе развития, соответствуют выделению из общей структуры (представленной в ранней стадии эмбриогенеза у всех позвоночных перивентрикулярными клеточными скоплениями конечного мозга) главных, или основных, территорий коры больших полушарий.

Каждая из этих территорий должна делиться в свою очередь на основании признаков, появляющихся позднее в процессе развития, на занимающие в классификации более подчиненное положение области. Поля, представляющие собою еще более дробные классификационные единицы, выявляются в процессе еще более поздней дифференциации.

Первая попытка дать классификацию архитектонических формаций, основывающуюся на изучении онтогенеза, принадлежит Бродману (Brodmann, 1909), подразделившему всю поверхность большого мозга на гомогенетическую кору (изокортекс, С. Фогт и О. Фогт — С. Vogt, O. Vogt, 1919), претерпевающую в известном периоде развития (5—6 месяцев внутриутробной жизни) расщепление на 6 основных слоев, и на гетерогенетическую кору (аллокортекс, С. и О. Фогт), где такого расслоения никогда не происходит. Основным недостатком этой схемы является принцип деления, основывающийся на признаке, возникающем только в поздней стадии пренатального онтогенеза. Учет признаков, появляющихся гораздо ранее в процессе развития, заставляет признать, что изокортекс и аллокортекс никоим образом не могут рассматриваться как территории равнозначные в классификационном отношении и что гетерогенетическая кора, или аллокортекс, представляет собой целый комплекс территорий, каждая из которых равнозначна в классификационном отношении гомогенетической коре (изокортексу).

Признание равноценности гомогенетической и гетерогенетической коры в классификационном отношении ведет к неправильности сопоставлений в более дробных формациях. Так, в схеме Бродмана в гетерогенетической коре выделяется обонятельная область, соответствующая выявляющейся уже в раннем онтогенезе территории с неполностью отделенной от подкорковых образований корковой пластинкой, хотя совершенно очевидно, что она никоим образом не может быть признана областью в том смысле, как лобная, затылочная и другие области новой коры, а должна рассматриваться как структурная единица высшего порядка (древняя кора) и сопоставляться как таковая только со всей новой (гомотипической по Бродману) корой в целом. То же следует сказать и о гиппокамповой области Бродмана, никак не равноценной понятию области новой коры в классификационном отношении. И то же следует сказать и о таких, входящих в состав этих «областей» Бродмана его полях, как поле 51 (*area praepiriformis*), поле 27 (*area praesubicularis*), поле 28 (*area entorhinalis*) и т. д. Здесь речь должна идти не о структурных единицах, равноценных по классификационному значению таким структурным единицам, как поля 17, 18, 4 и т. д. новой коры, а об областях, весьма сложно построенных и включающих в свой состав ряд очень четко отличающихся друг от друга полей.

Классификация Розе (Rose, 1926) в отличие от классификации Бродмана правильно учитывает значение признаков, появляющихся на ранних стадиях онтогенеза и в соответствии с этим имеет гораздо более сложный характер. Не останавливаясь здесь на ее детальной характеристике, ограничимся только указанием, что правильно рассматривая аллокортекс как сложный комплекс структур, Розе допускает ряд ошибок в анализе и трактовке составляющих этот комплекс фор-

маций. Особенно ошибочным, по нашим данным, является при этом его истолкование шизокортекса, который он противопоставляет как чему-то единому, голокортексу, включающему в свои рамки такие разнородные по своему морфогенезу образования, как новая кора (изокортекс) и аммонова кора. Наши исследования показывают, что в действительности соотношения имеют как раз обратный характер и что шизокортекс Розе (периархикортекс по нашему обозначению) должен быть включен в состав межуточной коры (*cortex intermedius* s. *periallocortex*), так как он занимает во всех фазах развития не только топографически, но и по своему строению межуточное положение между аммоновой (архикортекс) и новой (изокортекс) корой. Иной характер имеет и наше понимание семикортекса (*cortex semiseparatus*, а не *cortex semiparietinus* по Розе) и инсулярной коры. Различие обеих классификаций касается, таким образом, самых существенных моментов, а вместе с тем, и многих частных пунктов, особенно в отношении стратификации в области шизокортекса Розе.

Основные выделяемые нашей схемой территории коры большого мозга обозначаются как новая кора (неокортекс), соответствующая гомогенетической коре Бродмана, старая кора и древняя кора, соответствующие в совокупности только известной части гетерогенетической коры Бродмана или аллокортекса Фогта, и межуточная кора, отделяющая новую кору от старой и древней коры и соответствующая другой части гетерогенетической коры Бродмана или аллокортекса Фогта. По своему морфогенезу межуточная кора (периаллокортекс) столь же мало может быть отнесена к старой или древней коре, как и к новой коре. Объединение ее в одном понятии со старой или древней корой так же неприемлемо, как и объединение ее в одном понятии с новой корой.

В понятие новой коры (неокортекс) включается вся та территория, в пределах которой стенка конечного мозга уже в сравнительно ранней стадии развития характеризуется наличием всех упоминавшихся выше основных слоев Гиса (матрикс, межуточный слой, корковая пластинка, краевой слой), причем корковая пластинка здесь очень резко отделяется от межуточного слоя (рис. 5, NC).

Старая (A) и древняя (PC) кора в отличие от новой обнаруживают в ранних стадиях развития неполноту в строении стенки конечного мозга, и неполнота эта в известной форме удерживается во всем процессе развития, включая и конечную стадию.

В тех же ранних стадиях выделяется межуточная кора (PA и PP), всюду отделяющая новую кору от старой и древней коры и характеризующаяся переходным строением.

К древней коре, или палеокортексу, относятся обонятельный бугорок, *tuberculum olfactorium* (передний отдел — *substantiae perforatae anterioris*), диагональная область (задний отдел *substantiae perforatae anterioris* и *gyrus subcallosus* Цукеркандля), перегородка (*septum*), периамигдаллярная область (*gyrus semilunaris*) и препириформная область (*gyrus olfactorius lateralis*). В состав старой коры, или архикортекса, входят аммонов *por* (+*subiculum*), *taenia tecta* и *fascia dentata*.

Неполнота древней коры, или палеокортекса, заключается в том, что корковая пластинка здесь или не отделена (ранние стадии развития), или же недостаточно отделена от перивентрикулярных клеточных масс (от striatum в области tuberculi olfactorii, от amygdala в периамигдаллярной области, от substantia innominata в диагональной области, и т. д.).

Поэтому правильно обозначить древнюю кору и как cortex semiseparatus (semicortex). Основное значение имеет при этом то, что корковая пластинка палеокортекса генетически связана не с корковой пластинкой новой коры, а со сгущенным наружным подслоем межуточного слоя Гиса, как это ясно можно видеть на ранних стадиях развития (см. рис. 5, PC). Корковой пластинки, гомологичной по своей закладке корковой пластинке новой коры, в древней коре, таким образом, вообще не существует.

Неполнота старой коры, или архикортекса, в ранних стадиях развития заключается в том, что вся стенка мозга очень бедна клеточными элементами, матрикс узок, корковая пластинка еще отсутствует (см. рис. 5, A). В последующем корковая пластинка формируется и здесь, но отличается от неокортикальной пластинки рыхлостью строения и слабой отграниченностью от межуточного слоя, а в дальнейшем более бедной стратификацией в сравнении с неокортикальной пластинкой и отщеплением от последней в пределах межуточной коры.

Межуточная кора (периаллокортекс) отделяет от новой коры древнюю и старую кору и в соответствии с этим делится на две зоны: на перипалеокортекс (PP), отделяющий новую кору от древней, и на периархикортекс (PA), отделяющий новую кору от старой. К перипалеокортексу относится так называемая переходная инсулярная область, к периархикортексу — пресубикулярная, энторинальная и перитектальная (gyrus cinguli) области.

Периархикортикальная зона обнаруживает выраженный переходный характер уже в сравнительно очень ранней стадии развития (см. рис. 5, PA). Корковая пластинка в этой стадии только намечена, в то время как в новой коре она четко выражена, а в старой еще полностью отсутствует. Вся стенка мозга богаче клетками, чем в старой коре, и беднее клетками, чем в новой коре. Матрикс расширяется клинообразно в направлении к новой коре. В дальнейшем для периархикортикальной зоны особенно характерно возникающее в известной фазе развития перекрытие архикортикальной (или аммоновой) пластинки неокортикальной пластинкой, резко подчеркивающее их различный морфогенез. Обе они при этом клинообразно суживаются в направлении друг к другу (рис. 6). Это соотношение на границе периархикортикальной зоны с новой корой сохраняется известное время и в дальнейшем развитии и находит свое выражение в наличии так называемого limes duplex, в пределах которого аммонова пластинка, составляющая нижний этаж межуточной коры, оканчивается, не переходя в нижний этаж неокортикальной пластинки (рис. 7).

Отсутствие перехода неокортикальной пластинки в архикортикальную на границе периархикортикальной зоны со старой корой остается резко выраженным и у взрослого. Limes duplex в поздних фазах онто-

генеза у млекопитающих сглаживается, так что самый внутренний слой неокортекса представляется здесь как бы соответствующим архикортикальной пластинке. Но соответствие это, возникающее вследствие продолжающейся миграции невробластов, является результатом вторичного процесса, который для суждения об истинном соотношении в ходе формирования новой, старой и межуточной коры не может иметь существенного значения.

Перипалеокортикальная зона (переходная инсулярная область) сходна с периархикортикальной в том отношении, что и она состоит из целого ряда полей, осуществляющих последовательный, хотя в то же время и прерывистый (поля резко и линейно отделены друг от друга) переход от древней коры (как там от старой) к новой коре (рис. 8).

Особенно характерны здесь в процессе эмбриогенеза выделяемые нами формации ii и ii^0 . В пределах формации ii неокортикальная пластинка в направлении к древней коре клинообразно суживается и сходит на нет. Формация ii^0 характеризуется большой бедностью клеточными элементами. Только далее книзу следует палеокортикальная пластинка, совершенно таким образом оторванная от неокортикальной пластинки. Ни о каком переходе в этой стадии палеокортикальной пластинки в неокортикальную не может быть и речи, и только в позднем онтогенезе обособленность обеих пластинок друг от друга сглаживается вследствие продолжающейся миграции невробластов, заполняющей в значительной мере их разрыв. Но и здесь речь идет о вторичных процессах, не дающих представления об истинной сущности обеих пластинок в смысле их генеза.

В целом, таким образом, вся кора большого мозга делится на пять основных зон: новую кору (неокортекс), старую кору (архикортекс), древнюю кору (палеокортекс), межуточную периархикортикальную кору и межуточную перипалеокортикальную кору.

Морфогенез корковой пластинки в зоне древней коры резко отличается от морфогенеза корковой пластинки в зоне старой коры. Столь же своеобразен морфогенез корковой пластинки и в зоне новой коры. Древняя и старая кора, морфогенетически резко отличные от новой коры, не соприкасаются непосредственно с последней, а отделены от нее структурами переходного характера, образующими в своей совокупности межуточную кору как одну из основных территорий коры большого мозга, которая не может быть причислена ни к новой коре, ни к палео- или архикортексу. Отделение это соответствует полностью общему принципу, который очень многое объясняет и в подразделении кортикальных зон на области, а областей — на отдельные поля и который был обозначен нами в свое время как принцип межуточных формаций. Если мы имеем дело с формациями, которые сильно отличаются друг от друга структурно или же, особенно, генетически, то между ними всегда образуются межуточные формации, т. е. формации, строение которых представляет собой известный переход структур основных формаций друг к другу, хотя эти формации и могут оставаться при этом ясно отделенными одна от другой.

Глава II

РАЗВИТИЕ НОВОЙ КОРЫ БОЛЬШОГО МОЗГА В ТЕЧЕНИЕ ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЫ ВНУТРИУТРОБНОЙ ЖИЗНИ

В наших исследованиях (1935, 1936, 1937, 1938, 1940, 1948, 1949) было систематически прослежено цитоархитектоническое развитие всей новой коры большого мозга человека от 2 до 7 месяцев внутриутробной жизни, т. е. от момента первоначального обособления корковой закладки и до появления выраженной шестислойной коры. Эти работы позволили выявить некоторые существенные закономерности формирования коры на соответствующих стадиях онтогенеза, а также дали возможность точно установить сроки обособления и темпы развития закладок различных областей и полей новой коры, особенности выделения в них цитоархитектонических слоев, характер их взаимоотношений в процессе роста по поверхности полушария и т. п.

В наших более поздних работах (1954, 1959, 1961) были представлены новые данные, касающиеся развития нейронов коры на разных стадиях онтогенеза, начиная от наиболее ранней исходной формы биполярного невробласта и кончая уже вполне определившимися формами, типичными для коры мозга взрослого. Параллельное изучение развития нейронов и цитоархитектоники в онтогенезе, в сопоставлении с дефинитивными особенностями, позволило сделать известные заключения о закономерностях структурной организации коры и ее систем связей.

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫЕ СТАДИИ ФОРМИРОВАНИЯ НОВОЙ КОРЫ (НЕОКОРТЕКСА) И ПРОГРЕССИВНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ СЛОЕВ

На самых ранних стадиях онтогенеза стенка полушария еще лишена закладки коры. Последняя появляется лишь на 8-й неделе внутриутробной жизни. С этого момента стенка полушария состоит из следующих основных четырех слоев (см. рис. 9, б): расположенный наиболее кнутри очень густоклеточный матрикс; межуточный слой, разделяющийся на внутреннюю, богатую клеточными элементами, и наружную светлую зоны; корковая закладка (обозначаемая Гисом так же, как слой пирамидных клеток); расположенный наиболее кнаружи, почти лишенный клеточных элементов краевой слой. Матрикс представляет

собой закладку, из которой берут начало мигрирующие через стенку полушария к поверхности невробласты, идущие на построение обособленной коры.

С самого начала своего обособления закладка новой коры выступает в качестве единого, целостного образования. На протяжении всего последующего онтогенеза неокортекс прodelывает в своем развитии ряд сложных последовательных преобразований и проходит через определенные переломные, узловые пункты развития, прежде чем достигнет стадии, обнаруживающей уже ясно выраженные структурные признаки, характерные для коры мозга взрослого. При этом новая кора развивается согласно своим особым закономерностям, существенным образом отличным от закономерностей развития и формирования архикортекса и межуточной коры.

На протяжении всего пренатального онтогенеза развитие новой коры может быть разбито на три главных периода:

- 1) ранний, или миграционно-консолидационный период;
- 2) средний (переходной), или период предварительной дифференцировки на слои;

- 3) поздний, или период заключительной дифференцировки на слои.

В раннем периоде формирования закладки новой коры протекает по принципу целостного развития ее. Цитоархитектонически оно определяется в это время в основном процессами миграции невробластов и уплотнением поперечника корковой закладки. Что касается невронного развития, то в течение этого периода происходит начальная фаза превращения невробластов в нервные клетки с их отростками (начальная фаза невроногенеза), а также последовательно закладываются и выявляются в их первоначальных невронно-архитектонических соотношениях основные зоны, из которых складывается поперечник неокортекса. Этот период охватывает промежуток от 2 до 4 лунных месяцев.

В течение среднего периода онтогенеза, являющегося переходным от раннего к позднему, происходит смена целостного развития закладки новой коры дифференцированным развитием ее. Этот переход характеризуется тем, что акцент в развитии закладки новой коры перемещается с процессов миграционного порядка, захватывающих все слои стенки полушария, включая и корковую закладку, на процессы специализированного развития, разыгрывающиеся уже непосредственно внутри самой закладки коры. В течение этого периода происходит, на базе дальнейшего развития трех основных зон поперечника, предварительная цитоархитектоническая дифференцировка слоев. В этом периоде формируются в своих наиболее характерных структурных особенностях основные типы невронов и невронные комплексы, из которых складывается новая кора, закладываются и развиваются отдельные формации, составляющие неокортекс (области и поля), а также происходит образование первичных извилин и борозд. Этот период охватывает промежуток от 4 до (условно) 7 лунных месяцев.

В течение позднего периода онтогенеза определяется как микроскопическая (цитоархитектоническая и невронная), так и макроскопическая (гиральная) дифференцировка новой коры, ■ также выявляются особенности и соотношения цитоархитектонических слоев. Вместе с тем

основные элементы нейронной структуры достигают отчетливого выражения — устанавливаются в их типическом виде характерные для каждой формации новой коры состав и особенности отдельных нейронов и нейронных комплексов. В течение этого же периода дифференцируются внутри корковых полей свойственные им местные модификации в виде подполей и участков пограничных приспособлений, а также достигает в основных чертах своего завершения, в виде образования вторичных и некоторых третичных извилин и борозд, гиральное развитие коры. Наконец, на этом отрезке пренатального онтогенеза выявляются свойственные каждому мозгу вариации в топографических соотношениях различных корковых формаций и в особенностях рельефа поверхности (индивидуальные вариации в распределении извилин и борозд).

Поздний период охватывает промежуток от 7 (условно) лунных месяцев до рождения.

Остановимся на некоторых наиболее характерных моментах, определяющих развитие новой коры в каждом из трех главных периодов пренатального онтогенеза.

В раннем периоде основное значение для формирования закладки новой коры имеют, наряду с миграцией невробластов, процессы консолидации, сущность которых заключается в том, что прибывающие из глубины стенки в зону формирования корковой закладки невробласты обнаруживают тенденцию все более уплотняться в ней из глубины к поверхности. К этим факторам присоединяются еще процессы начинающегося развития нейронов внутри самой корковой закладки и прорастания в нее из глубины стенки первичных афферентных волокон. Благодаря наблюдающимся при этом структурно-динамическим изменениям развитие корковой закладки проходит в течение этого периода последовательно через несколько различных этапов. Мы различаем четыре таких этапа (рис. 9).

1. Этап первоначального обособления корковой закладки (рис. 9, а) наступает в результате первоначальной волны миграции невробластов из глубины стенки к поверхности полушария. Корковая закладка на этом этапе своего развития еще неотчетливо обособлена от межуточного слоя стенки. Значительная густоклеточность межуточного слоя указывает на то, что интенсивность темпа миграции идущих на образование корковой пластинки невробластов достигает на этом этапе значительной степени.

2. Этап первичной консолидации корковой закладки (см. рис. 9, б) наступает в результате последующего уплотнения невробластов внутри обособившейся корковой закладки, которая приобретает благодаря этому очень плотное строение и резко отграничивается от межуточного слоя стенки. Межуточный слой становится значительно светлее и беднее клеточными элементами. Таким образом, интенсивность миграции невробластов на этом этапе развития после первоначальной волны усиления заметно снижается.

3. Этап миграционно-консолидационной дифференцировки корковой закладки (см. рис. 9, в₁, в₂). На данном отрезке онтогенеза межуточный слой обнаруживает вновь заметное усиление густоклеточности в светлой, ближайшей к корковой пластинке, своей части, что указывает на

значительное усиление интенсивности миграции невробластов. Отграниченность корковой пластинки от подлежащей части межуточного слоя становится менее отчетливой, чем на предыдущем этапе.

Рассматриваемый этап характеризуется появлением прогрессирующего разрежения в глубокой части корковой закладки с делением ее на два этажа: поверхностный плотный и глубокий разрыхленный. Эта дифференцировка имеет преходящий характер. В результате вторичной волны усиленной миграции невробластов из глубины стенки в корковую закладку и непрерывно идущего перемещения невробластов внутри самой корковой закладки из глубины к поверхности происходит вновь постепенное уплотнение ее и корковая закладка переходит в следующий этап развития.

4. Этап вторичной консолидации корковой закладки (см. рис. 9, g_1 , g_2). В течение данного этапа первичная дифференцировка внутри корковой закладки исчезает и поперечник ее вновь приобретает уплотненное строение. Этот этап непосредственно предшествует появлению предварительной дифференцировки слоев.

Различия в формировании выделенных И. Н. Филимоновым (1949) основных территорий обособленной коры существенным образом зависят от особенностей миграции невробластов в соответствующих секторах стенки полушария.

Наиболее существенное отличие в характере и в темпах формирования новой и старой коры (архикортекса) заключается в размерах запаса эмбрионального клеточного материала, идущего на построение той и другой коры (рис. 10). Весь клеточный фонд старой коры пополняется только за счет первой, основной волны миграции невробластов, прибывающих из зародышевого слоя стенки полушария (матрикса) в место закладки старой коры. За счет этой же начальной фазы перемещения невробластов из глубины стенки к поверхности полушария происходит и образование закладки новой коры с ее последующей консолидацией (см. рис. 10, I). В той части зародышевого слоя стенки, которая питает невробластами старую кору, уже в результате этой первой волны миграции истощается наличный запас эмбрионального материала, идущего на построение старой коры.

Иным образом складываются эмбриогенетические условия, определяющие развитие новой коры. Первая волна миграции невробластов, затухающая уже на этапе первичной консолидации корковой закладки, кладет лишь как бы фундамент развития новой коры. За ней, после некоторого интервала, следует вторая значительно более мощная и значительно более длительная волна миграции невробластов (см. рис. 10, II). За счет именно этого дополнительного притока невробластов и совершается дальнейшее пополнение и огромный количественный прирост нейронов новой коры, который является базой для развертывания сложных процессов ее предварительной и окончательной стратификации. Следовательно, удлинение всего цикла развития новой коры, по сравнению со старой корой, закономерно обусловлено увеличением накапливаемого на протяжении многовековой эволюции млекопитающих эмбрионального материала, используемого для построения этого сложнейшего раздела всей центральной нервной системы.

Расположенная между старой и новой корой межуточная кора (периархикортекс по И. Н. Филимонову) по вышеуказанным соотношениям занимает промежуточное, переходное положение между старой и новой корой. Как и в старой коре, консолидация поперечника межуточной коры заканчивается в основном за счет первичной волны миграции невробластов. В результате этого расщепление на слои начинается здесь значительно раньше, чем предварительная дифференцировка слоев новой коры, — уже на том отрезке онтогенеза, когда новая кора вступает лишь в этап миграционно-консолидационной дифференцировки. Однако в отличие от старой коры, в которой миграция невробластов исчерпывается, как указано, уже на ранней стадии обособления этой коры, в области межуточной коры миграция продолжается и на более поздних стадиях пренатального онтогенеза, хотя и протекает далеко не с такой интенсивностью, как в области новой коры.

Об этих различиях в темпах миграции невробластов, идущих на построение старой, межуточной и новой коры, можно судить на основании разной степени заполнения клеточными элементами межуточного слоя стенки полушария (см. рис. 10, II). В пределах старой коры межуточный слой наиболее беден мигрирующими невробластами и потому рано просветляется. В межуточной коре он характеризуется большей густоклеточностью. Наиболее насыщен межуточный слой мигрирующими клеточными элементами на всех стадиях пренатального онтогенеза в пределах новой коры.

С завершением этапа вторичной консолидации корковой пластинки интенсивность миграции невробластов постепенно падает на всем протяжении полушария, окончательно затухая лишь к рождению.

На самых ранних стадиях онтогенеза поперечник новой коры состоит сплошь из типичных юных биполярных невробластов. Первые признаки усложнения нейронного строения корковой закладки появляются в течение этапа миграционно-консолидационной дифференцировки. С этого момента наблюдаются у многих невробластов уже начальные разветвления дендритов (рис. 11, а).

Систематическое изучение позволило установить определенную последовательность развития комплексов нейронов внутри корковой закладки на протяжении рассматриваемого отрезка онтогенеза. Наиболее рано закладывается глубокая зона поперечника коры (слои VII и VI), элементы которой соответственно наиболее рано обнаруживают появление первых дендритных веточек (см. рис. 11, а, Р). Несколько позднее ближе к этапу вторичной консолидации корковой закладки начинается формирование средней зоны поперечника коры (слой V), клеточные элементы которой характеризуются особенно крупными размерами и особенно интенсивным темпом развития в течение всего пренатального онтогенеза (рис. 11, б, М).

Дальнейшее усложнение нейронного состава закладки коры наблюдается при переходе раннего периода в средний, в виде появления наиболее высоко расположенного внутри закладки слоя невробластов (рис. 11, в, S), из которого развивается поверхностная зона поперечника коры (слои IV, III, II). Эта зона поперечника коры вступает в наиболее интенсивную фазу своего развития лишь после рождения.

Из пренебре-
личных компо-
точная струк-
деляющая
пренатальн-
развитие не-
баны к лове-
механизма
На основа

кладки коры
рост попереч-
соединения не-
закладке изну-
будущего фор-
глубокой зоны
бодным от дру-
вающие на по-
средней зоны п-
шаясь к повер-
стов, образую-
длинный путь,
среднюю зоны,
рые идут на по-
и занимающей
ника.

Таким обра-
зультате после-
поздних мигра-
уровни попереч-
ходом эволюции
ного наслаения
на генетическую

Указанная
межуточной кор-
резко выраже-
(рис. 12, sd) хо-
ника, расположе-
счет непрерывно
сквозь полосу
тельство было у-
С переходо-
значение факто-
закладки отход-
тор структурной
Развитие после-
Существование ва-
зация клеточн-
консолидаци-
дации).

Из приведенного описания последовательности формирования различных комплексов нейронов, из которых складывается дефинитивная клеточная структура коры, ясно выявляется основная закономерность, определяющая общий ход развития нейронов коры на протяжении всего пренатального онтогенеза. Эта закономерность заключается в том, что развитие нейронов идет внутри поперечника корковой закладки из глубины к поверхности. Это обстоятельство весьма важно для понимания механизма структурной дифференцировки коры в онтогенезе.

На основании приведенного выше анализа нейронного строения закладки коры на различных стадиях онтогенеза становится ясным, что рост поперечника коры в ширину происходит не за счет простого присоединения невробластов, мигрирующих из глубины стенки, к корковой закладке изнутри. Невробласты, прибывающие наиболее рано в зону будущего формирования корковой закладки и идущие на построение глубокой зоны поперечника, находят поле для своего развития еще свободным от других клеточных элементов. Однако невробласты, прибывающие на последующих стадиях онтогенеза и идущие на построение средней зоны поперечника, достигают соответствующего уровня, перемещаясь к поверхности сквозь слой успевших уже укорениться невробластов, образующих закладку глубокой зоны поперечника. Еще более длинный путь, сквозь массу невробластов, образующих глубокую и среднюю зоны, предстоит проделать тем миграциям невробластов, которые идут на построение формирующейся в онтогенезе наиболее поздно и занимающей наиболее высокий уровень поверхностной зоны поперечника.

Таким образом, рост поперечника коры в ширину происходит в результате последовательного напластовывания невробластов все более поздних миграций, образующих при этом все более высоко лежащие уровни поперечника. Такое представление вполне гармонирует со всем ходом эволюции коры, которая также происходила путем последовательного наложения каждой генетической пластинки более высокого уровня на генетическую пластинку более низкого уровня.

Указанная закономерность особенно наглядно выступает в развитии межуточной коры (периархикортекс) благодаря наличию в этой коре резко выраженных полосок расщепления (диссекант). На рис. (рис. 12, *sd*) хорошо видно, что рост в ширину верхней части поперечника, расположенной над светлой полоской расщепления, происходит за счет непрерывного ее пополнения массами невробластов, мигрирующими сквозь полоску расщепления из глубины к поверхности. На это обстоятельство было указано И. Н. Филимоновым еще в 1938 г.

С переходом раннего периода в средний, как уже было сказано, значение фактора миграции невробластов в формировании корковой закладки отходит на второй план, и ведущую роль начинает играть фактор структурной дифференцировки внутри самой корковой закладки. Развитие последней принимает все более специализированный характер. Существенно важным представляется то, что эта внутренняя специализация клеточного состава коры разворачивается на базе окончательной консолидации корковой закладки (завершение этапа вторичной консолидации).

Сущность процессов, происходящих внутри поперечника корковой закладки в течение среднего периода, как они выявляются в цитоархитектонической картине, заключается в появлении первых признаков дифференцировки на слои внутри до того сплошного поперечника.

Последовательные ступени развития стратификации коры представлены на рис. 13.

На протяжении этого периода выделяется несколько типов строения корковой закладки, представляющих собой последовательные ступени предварительной дифференцировки поперечника на слои.

1. Тип EI (рис. 13, a_1). Характеризуется еще отсутствием выраженной дифференцировки поперечника на слои, отличаясь от состояния вторичной консолидации поперечника лишь несколько меньшей общей плотностью и большей стройностью расположения клеточных элементов в радиальном направлении.

2. Тип EII (рис. 13, b_1). Характеризуется появлением дифференцировки внутри поперечника на поверхностный, более плотный, и глубокий, более рыхлый, этажи.

3. Тип EIII (рис. 13, v_1). Характеризуется дальнейшим подразделением глубокой разрыхленной части поперечника на две части: глубокую, несколько более густоклеточную, представляющую собой закладку слоев VI+VII, и расположенную над ней более разреженную, соответствующую глубокому уровню слоя V (подслой V_2). В закладках некоторых формаций, относящихся к центральным проекционным и ближайшим к ним полям коры (как, например, в *area striata* — поле 17, в постцентральной коре), зона разрежения распространяется на весь слой V. В этих местах мы наблюдаем дифференцировку поперечника на три части, в наибольшей степени приближающуюся к фундаментальному разделению поперечника коры на три основные зоны, как они выявляются в процессе невронного развития (рис. 14).

Что касается всего поверхностного плотного этажа, то он сохраняет при типе EIII свое недифференцированное в основном строение.

4. Тип EIV (рис. 13, g_1, d_1). Представляет собой наиболее позднюю форму предварительной дифференцировки поперечника на слои, наиболее далеко продвинувшуюся в направлении семислойной коры. Этот тип характеризуется дальнейшим подразделением, помимо глубокого, также и поверхностного этажа на эмбриональные слои: поверхностную, выделяющуюся своей плотностью закладку слоя II, среднюю, относительно разреженную закладку слоя III, и глубокую, сохраняющую свое более плотное строение закладку слоя IV.

Как показали исследования В. М. Минаевой (1955, 1959), выявляющиеся на этой стадии дифференцировки коры эмбриональные слои по своему клеточному составу не могут быть прямо гомологизированы с цитоархитектоническими слоями коры мозга взрослого. В частности, полоса сгущения мелких клеток, обозначаемая нами как эмбриональный слой IV, в действительности соответствует не только слою IV definitivoй коры, но захватывает также нижний подслой слоя III и верхний подслой слоя V. Лишь на поздних стадиях пренатального онтогенеза, в периоде заключительной дифференцировки на слои, происходит окончательное обособление соответствующих подслоев III и V

от слоя IV и клеточный состав последнего выделяется из всего эмбрионального комплекса $III_3 + IV + V_1$.

К перечисленным основным типам цитоархитектонического развития можно присоединить еще одну форму предварительной дифференцировки, которую можно условно обозначить как *EN* (см. рис. 13, нижний ряд). Особенностью ее является наличие очень густоклеточной закладки слоя II, резко выделяющейся своей плотностью на фоне всего остального поперечника, обнаруживающего при этом большую или меньшую степень общего разрежения. Данный тип строения в сочетании с волнистостью (см. ниже) представляет собой одну из характерных черт цитоархитектонического развития коры в лобной части полушария, где этот тип выявляется уже с самого начала периода предварительной дифференцировки на слои.

Необходимо здесь подчеркнуть своеобразие клеточной структуры слоя II в отношении всех остальных цитоархитектонических слоев коры. На протяжении всего пренатального онтогенеза слой II намного превосходит по своей плотности все остальные слои коры, не обнаруживая признаков разрежения, свойственного всему поперечнику коры по мере усиления в ней процессов цитоархитектонической дифференцировки. Из этого ясно, что закладка слоя II и на более поздних стадиях имеет строение, сходное со строением всей корковой закладки до появления в ней начального разделения на слои. Слой II сохраняет эмбриональный характер значительно дольше, чем все остальные слои. Еще в первые недели после рождения, по данным наших исследований, многие клеточные элементы имеют здесь явно незрелый характер, сильно отставая в этом отношении от клеточных элементов других слоев.

Описанные различные типы предварительной дифференцировки, как они выявляются в цитоархитектонической картине, а также последовательная смена этих типов обусловлены особенностями нейронного развития коры.

Появление зон разрежения и сгущения клеточных элементов внутри поперечника, связанное с дифференцировкой слоев, зависит от темпа и характера развития нейронов в соответствующих уровнях поперечника. Те части поперечника, в которых нейронное развитие идет в более интенсивном темпе, характеризуются и своей относительно большей разреженностью.

Особенно значительную роль в рассматриваемом периоде онтогенеза играет средняя зона поперечника, развивающаяся наиболее интенсивно. Имеющие относительно большие размеры невробласты этой зоны поперечника превращаются в последующем в крупные и сверхкрупные (достигающие в центральных проекционных полях коры размеров гигантских) клетки слоя V (см. рис. 14, M). Именно эти элементы на протяжении всего среднего и позднего периода онтогенеза растут наиболее быстро по сравнению со всеми остальными нейронами. Развитие этих элементов, дающих начало проекционным эфферентным волокнам коры, связано, как можно полагать на основании изучения нейронной структуры мозга, с развитием также выделяющихся своим сверхкрупным калибром афферентных проекционных волокон, приходящих в кору из подкорковых образований мозга.

Глубокая зона поперечника хотя и обнаруживает в течение всего пренатального онтогенеза непрерывный прогресс в своем невронном развитии, однако последнее протекает заметно менее интенсивно по сравнению с остальными зонами поперечника.

Таким образом, выявляется определенная последовательность в соотношении развития всех трех основных зон поперечника в разные периоды онтогенеза. В раннем периоде доминирующее положение занимает появляющаяся наиболее рано глубокая зона поперечника. В среднем, а также в позднем периоде ведущее значение в развитии корковой закладки приобретает средняя зона поперечника с ее гигантскими проекционными элементами. В позднем периоде онтогенеза в процессы формирования коры включается и поверхностная зона поперечника. Последняя продолжает развиваться интенсивно и в первые месяцы после рождения. Доказательством может служить то, что крупные пирамиды III_3 начинают обгонять в своем развитии крупные пирамиды V_2 лишь после рождения.

Как видно, слои глубокого этажа коры развиваются на протяжении всего пренатального онтогенеза в значительно ускоренном темпе по сравнению со слоями поверхностного этажа и раньше них приобретают черты структурной специализации, характерные для мозга взрослого.

Слои поверхностного этажа коры вступают в полосу интенсивной морфологической (citoархитектонической и цитологической) дифференцировки лишь в последние месяцы внутриутробной жизни и в первые месяцы после рождения. В постнатальном онтогенезе эти слои завершают цикл своего развития и созревания и более поздние сроки по сравнению со слоями глубокого этажа коры.

Сходная последовательность в ходе прогрессивной дифференцировки в онтогенезе citoархитектонических слоев новой коры была установлена также у кролика (С. А. Троицкая, 1957). И в эмбриогенезе кролика, по нашим наблюдениям, наиболее рано начинают закладываться слои глубокого этажа коры (рис. 15).

В соответствии с обрисованным выше ходом онтогенетического развития протекает и дифференцировка citoархитектонических слоев новой коры в сравнительно-анатомическом ряду млекопитающих.

В результате проведенных исследований (Е. Г. Школьник-Яррос, 1954, 1959; Г. П. Жукова, 1953; И. А. Замбржицкий, 1956) была установлена определенная последовательность в развитии различных слоев коры, отличающихся между собой и по характеру устанавливаемых посредством них межневронных связей как в самой коре, так и между корой и подкорковыми образованиями.

В сравнительном ряду млекопитающих основной акцент в усложнении организации коры мозга падает главным образом на прогрессивную дифференцировку невронов эволюционно более новых слоев поверхностного этажа коры (слои IV, III и II); невроны ранее сформировавшихся слоев глубокого этажа коры (слои VII, VI и V) более устойчивы и испытывают в процессе эволюции не столь значительные изменения, как поверхностного. Таким образом, комплексы невронов, образующие поверхностные слои, собирающие в себе основные аффе-

рентные и ассоциационные связи коры, являются наиболее прогрессивно развивающимися и наиболее сложно специализирующимися в ряду млекопитающих образованиями новой коры. Эти слои дифференцируются в более поздние сроки, чем глубокие слои коры.

ОСОБЕННОСТИ ОБОСОБЛЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ НОВОЙ КОРЫ ПО ПОВЕРХНОСТИ ПОЛУШАРИЯ

На протяжении всего раннего периода онтогенеза закладка неокортекса развивается как единое, целостное образование.

Ранее всего корковая закладка начинает обособляться в наиболее центральной, примыкающей к подкорковым узлам части наружной стенки полушария, где в последующем развивается островковая область. Отсюда процесс обособления закладки коры постепенно распространяется во все стороны к периферии, т. е. по направлению к лобному и затылочному полюсам и к внутренней стенке полушария (рис. 16, 17, 18, 19). Соответственно этой последовательности обособления по поверхности полушария распределяется и прирост ширины закладки коры за счет миграции невробластов. Наиболее интенсивно растет ширина закладки коры в центральной части полушария.

Обособление корковой закладки по поверхности полушария оказывается завершенным к концу этапа первичной консолидации, т. е. примерно к 3 лунным месяцам. Этот момент можно считать узловым, так как к этому сроку устанавливаются типичные и для мозга взрослого стойкие топографические соотношения новой коры и всех остальных эволюционно более старых корковых формаций. К этому же сроку пренатального онтогенеза выявляются и так называемые краевые зоны новой коры, пограничные с формациями, не принадлежащими новой коре, а именно закладки островковой и лимбической областей (рис. 20, а и б). Ранее всего начинает выделяться закладка островковой области, на этом отрезке онтогенеза значительно опережающая по темпам развития закладку всей остальной новой коры. Уже на ранних стадиях онтогенеза ясно выступает характерное для обеих краевых зон коры и в их дефинитивном состоянии клинообразное истончение (расплавление) глубокой части поперечника при переходе в соответствующие формации межзачаточной коры.

В соответствии с описанной выше общей последовательностью формирования корковой закладки по поверхности полушария вторичная ее консолидация ранее всего достигается в центральной части полушария; отсюда по направлению к лобному и затылочному полюсам и при переходе с верхней стенки полушария на внутреннюю в строении корковой закладки наблюдаются различные степени переходов от этапа вторичной консолидации к более раннему этапу миграционно-консолидационной дифференцировки (рис. 21—24, а также рис. 26—28).

Особенно необходимо здесь подчеркнуть характер подразделения корковой закладки на сегменты по стенкам полушария (см. рис. 20), наряду с подразделением ее на секторы в перпендикулярном к оси полушария направлении, т. е. от середины полушария к затылочному

и лобному полюсам. Это основное подразделение по стенкам полушария ■ от середины полушария к полюсам имеет большое значение для понимания основного принципа топографического разделения на отдельные архитектурные формации в коре мозга взрослого.

На рассматриваемом отрезке онтогенеза впервые начинает выявляться заметный рост височной области ■ переднем ее отделе, ■ связи с появлением и дальнейшим углублением и ростом кзади закладки сильвиевой борозды (см. рис. 21—24). Наиболее рано начинает обособляться полюсной отдел височной доли. Наряду с дальнейшим интенсивным развитием островка, все более отчетливо обособляется на внутренней поверхности полушария закладка лимбической области. Занимаемая этой областью часть внутренней стенки может быть определена и макроскопически по небольшой выпуклости, из которой в дальнейшем развивается сводчатая извилина.

Уже начиная с самых ранних стадий обособления корковой закладки и на протяжении всего пренатального онтогенеза обращают на себя внимание различия ■ формировании коры в передних и задних отделах полушария.

Процесс первоначального обособления корковой закладки в передних отделах протекает значительно более интенсивно, чем в задних, и заметно ранее достигает своего завершения. Эти соотношения представлены на рис. 16, на котором изображено схематически распространение корковой закладки по поверхности полушария в течение первой половины раннего периода, а также на рис. 17—19, на которых приведены фронтальные срезы через полушарие на тех же стадиях.

Четко выраженные различия отмечаются также и в особенностях цитоархитектонического и нейронного развития обеих частей корковой закладки. В передних отделах корковая закладка заметно шире и имеет более разреженное строение, в задних она значительно уже и густоклеточнее (см. рис. 16, v_1 и v_2 ; рис. 25, a и b).

Наряду с этими особенностями в темпах обособления корковой закладки по поверхности всего полушария, на протяжении всего раннего периода онтогенеза бросается в глаза другая существенная черта различий в формировании коры в той и в другой части полушария. Уже начиная с этапа миграционно-консолидационной дифференцировки корковой закладки, видно, что в передней (лобной) части полушария (см. рис. 9, v_2 и g_2 ; рис. 26, 3; 27, 3; 28, 3) в отличие от задней (височной, теменной, затылочной) (см. рис. 9, v_1 и g_1 ; рис. 26, 1; 27, 1; 28, 1) подходящие к уплотняющейся закладке коры миграции нейробластов разбиваются на многочисленные, имеющие форму островков, скопления. Структура ■ целом сильно напоминает картину зыби на воде. На приведенных на рис. 21—24 схемах, а также на рис. 27, 3 видно, что такое строение, при наличии определенных местных различий в величине и форме отдельных островков и в густоте их расположения, распространяется по всей передней части полушария, наибольшей выраженности и типичности достигая в области полюса лобной доли.

Указанная своеобразная цитоархитектоническая особенность, характерная для развития лобной (в широком смысле) коры и описан-

ная нами ранее как волнистость, удерживается и на протяжении всего среднего периода онтогенеза. Как можно видеть на рис. 13, и на этом отрезке внутриутробной жизни процесс предварительной стратификации внутри поперечника коры на слои сопровождается и передних отделах полушария в отличие от задних обособлением хорошо выраженной волнистости (ср. $a_1, b_1, g_1, d_1; a_2, b_2, g_2, d_2$), которая выступает более отчетливо в глубоких уровнях поперечника коры.

Мы рассматриваем образование волнистости как результат того, что массы мигрирующих к корковой закладке и внутри нее невробластов проходят через своеобразное, ориентированное в горизонтальном направлении, сплетение пучков нервных волокон, расположенное в глубине этажа коры и в подлежащем к ней слое белого вещества. То обстоятельство, что эта цитоархитектоническая особенность типична главным образом для лобной доли, может указывать на большую сложность развития связей этой части мозга в онтогенезе.

МЕСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ НОВОЙ КОРЫ НА СЛОИ

В среднем периоде онтогенеза влияние принципа целостного развития корковой закладки отходит на второй план, сохраняясь лишь в самых общих, имеющих характер как бы структурного фона, особенностях изменения строения поперечника коры (таких, как общая ширина, плотность) при прослеживании от центральной части поверхности полушария к периферии.

Процессы предварительной дифференцировки на слои наибольшей выраженности достигают на наружной поверхности полушария в ее центральной части (закладки постцентральной и прецентральной областей), постепенно убывая отсюда по направлению к затылочному и лобному полюсам.

Местные (локальные) особенности в микроскопическом строении коры начинают выявляться уже с момента появления предварительной дифференцировки на слои. Проведенные исследования показали, что не существует «стандартного», единообразного для всей новой коры хода развития слоев.

Образованием указанных местных особенностей обуславливается дифференцировка коры по поверхности полушария на различные формации, представляющие собой закладки соответствующих областей и полей коры мозга взрослого.

Каждая архитектурная формация или комплекс формаций с самого начала своего обособления в процессе онтогенеза отличаются от всех других специальными, им свойственными локальными (региональными и ареальными) особенностями в появлении и последующем развитии слоистости внутри поперечника и в своих топографических соотношениях с другими формациями.

Еще более демонстративно, чем в цитоархитектонической картине, выявляются региональные и ареальные различия в развитии невронов коры.

Уже к 5-му лунному месяцу начинают выявляться некоторые характерные для каждой корковой закладки особенности в размерах, численности и взаиморасположении различных групп нейронов внутри поперечника. Так, уже на этих стадиях онтогенеза (рис. 29) закладка прецентральной коры в целом характеризуется относительной разреженностью в расположении всей массы нейронов и их крупным размером. В отличие от этого закладка постцентральной коры характеризуется значительно большей густоклеточностью и ее элементы в массе, если не считать хорошо выраженных и вполне типичных гигантских элементов средней зоны, имеют заметно меньшую величину. Гигантские элементы, которые и это время еще не могут быть отчетливо выявлены цитоархитектоническим методом, на препаратах, окрашенных по методу Гольджи, представлены очень хорошо и многочисленны в закладках как прецентральной, так и постцентральной коры.

Этот метод позволяет также отчетливо видеть особенности нейронного развития закладки центрального поля зрительной коры — *areae striatae* (рис. 30, б). Здесь бросаются в глаза структурные признаки, свойственные нейронам звездчатого типа. При этом выступает богатство этой формации элементами малого размера. Наряду с этим, в закладке *areae striatae* в средней зоне поперечника имеются многочисленные типично выраженные очень крупные пирамидные нейроны — солитарные клетки Мейнерта.

Необходимо далее отметить общие особенности в характере прогрессивной дифференцировки коры и передней (прецентрально-лобной) и задней (постцентрально-теменной, височной, затылочной) части полушария; эти особенности представляют собой, очевидно, дальнейшее развитие тех различий в ходе формирования корковой закладки в обеих частях полушария, которые начали выявляться уже в раннем периоде онтогенеза (см. выше).

Особенно обращают на себя внимание различия в дифференцировке на слои в коре передних и задних отделов полушария (см. рис. 34, 37, 40, 43). Образование семислойности в типичной ее форме, с характерным чередованием темных и светлых слоев, как это описывал Бродман в качестве исходного основного тектогенетического типа строения неокортекса, и действительно отмечается лишь в постцентральной, теменной, височной, затылочной областях.

Для прецентральной и лобной областей (лобной коры в широком смысле) характерен другой исходный тип строения, а именно сочетание выделяющейся своей густоклеточностью узкой полосы слоя II с волнистостью внутри поперечника, в остальном не обнаруживающего отчетливого разделения на слои.

Мы не наблюдаем здесь столь характерного для коры задних отделов полушария чередования темных и светлых слоев.

В частности, не отмечается ясного деления поперечника на поверхностный и глубокий этажи.

Следует подчеркнуть, что указанные особенности, характерно отличающие развитие той и другой коры, распространяются на все полушарие, захватывая не только все формации, расположенные на верхненаружной поверхности, но и на внутренней стенке полу-

шария. Этим объясняется ясно выраженное на всем протяжении пренатального онтогенеза разделение островковой и лимбической областей на две главные части: переднюю, развивающуюся по типу прецентрально-лобной коры, и заднюю, развивающуюся по типу постцентрально-теменной, височной и затылочной коры.

Указанные различия с наибольшей силой выступают в формациях, расположенных по обе стороны центральной борозды (рис. 31, 32). В прецентральной агранулярной коре поперечник отличается наибольшей шириной, крупноклеточностью и редкоклеточностью (см. рис. 29, а). Дифференцировка на слои в целом значительно слабее, чем в расположенной позади центральной борозды гранулярной коре. В частности, рассеянное расположение элементов внутреннего зернистого (IV) слоя достигает здесь такой степени, что этот слой почти исчезает в цитоархитектонической картине мозга взрослого человека.

Важно, однако, указать, что сходные особенности в развитии слоев отмечаются не только в закладках формаций прецентральной области (поля 4 и 6), которые развиваются в онтогенезе по ясно выраженному «агранулярному», т. е. лишенному отчетливой слоистости, типу; они присущи также всему ходу развития тех формаций лобной доли, которые характеризуются в зрелом состоянии выраженной слоистостью (фронтальная гранулярная кора). Как видно на схемах, приведенных на рис. 34, 37, 40, 43 и на микрофотографиях на рис. 35, 38 и 41, эти особенности в развитии цитоархитектонических слоев наблюдаются во всех формациях прецентрально-лобной коры на протяжении всего пренатального онтогенеза, вплоть до рождения.

В вышеописанных различиях в формировании слоев в обеих частях коры наибольший интерес представляет специализация структуры внутреннего зернистого (IV) слоя. В то время как в задних отделах коры этот слой выделяется на фоне слоев III и V своей густоклеточностью, что и придает этой коре столь типичный для нее слоистый вид, в передних отделах он в связи с рассеянным расположением своих клеточных элементов нечетко отграничивается от соседних слоев.

Сходные различия в нейронном строении той и другой коры подчеркивал также Лоренте де Но (Lorente de No, 1938).

То обстоятельство, что в прецентральных формациях внутренний зернистый слой выступает на определенных стадиях онтогенеза сильнее, чем в коре мозга взрослого, объясняется, как мы полагаем, главным образом тем, что в онтогенезе слоистость коры вообще выражена значительно более резко, чем в коре мозга взрослого. По существу же соотношения в ширине, густоклеточности и во всех других характерных особенностях структуры отдельных слоев не испытывают в формациях так называемой агранулярной коры каких-либо принципиально важных изменений в течение онтогенеза.

Различия в структуре внутреннего зернистого слоя в передних и задних отделах коры связаны, как мы полагаем на основании наших исследований, с различиями в структуре заложенного в этом слое афферентного сплетения поверхностной полоски Белларже. В чувствительных зонах коры это сплетение более плотно, в результате чего группирующиеся в нем зернистые клетки и малые пирамиды,

составляющие главную массу элементов слоя IV, расположены более тесно. В двигательной же зоне коры, отличающейся своей относительной редкоклеточностью, это сплетение имеет значительно более рыхлый характер, что обуславливает и более рассеянное расположение здесь клеток слоя IV, меньшую густоклеточность и неотчетливую отграниченность его от соседних слоев.

Таким образом, формации прецентральной области как по своему исходному основному типу развития, так и по существенным особенностям развития слоев поперечника имеют несомненную общность с корой всей передней, расположенной впереди от центральной борозды, части полушария.

Описанные Бродманом особенности гомотипической коры (чередование трех светлых и трех темных слоев) характерным образом выступают, как видим, лишь в постцентральной, теменной, височной, затылочной коре. Прецентральная и лобная кора развивается по несколько иному цитоархитектоническому типу.

Можно сказать, что как формации прецентральной агранулярной коры, так и кониокортикальные формации чувствительных зон коры представляют собой лишь крайнюю специализацию обоих указанных типов развития.

Именно на эти различия, имеющие, как мы полагаем, решающее значение для суждения о существе структурной организации коры мозга, впервые обратил внимание В. А. Бец, который еще в 1874 г. писал: «Роландова борозда делит поверхность мозга на две части — переднюю, в которой на первое место выступают большие пирамидные клетки, и заднюю (включая височную долю), в которой на первое место выступают зернистые слои».

Специализация в развитии формаций новой коры особенно наглядно выступает, наряду с гигантопирамидным полем, в центральном зрительном поле 17 (*area striata*).

Нам удалось проследить, что уже с момента обособления закладки этой формации она характеризуется своеобразием предварительной дифференцировки внутри поперечника на слои. В частности, внутренний зернистый слой с самого начала своего выделения обнаруживает здесь типичное для данного поля расщепление на три подслоя (см. рис. 31, б).

Представляют, далее, интерес четко выявляющиеся в течение онтогенеза различия в нейронном строении собственно лобной и теменной, височной, затылочной коры. Гигантские нейробласты средней зоны поперечника в своей типичной форме наблюдаются на протяжении всей задней половины полушария, а также в прецентральной области, где они особенно многочисленны в закладке гигантопирамидного поля. Однако в лобной гранулярной коре эти элементы обнаруживают характерные отличия по сравнению с аналогичными элементами в остальной части полушария.

Вместе с тем изучение цитоархитектонического и нейронного развития коры позволяет установить, что при наличии местных региональных и ареальных особенностей в закладках различных формаций основной план структурной организации новой коры на всем ее протяжении

являе
новны
невро
тонич
вся н
подчер
Ос
шария
на раз
на при
37, 40,
(рис. 33)
область
При
и подра
Зати
ференци
рия еще
тем разд
ного пол
слои по
в более
рис. 39,
поверхнос
вине сред
ния внут
(Oldas и
делах.
На вн
(Oim на р
точным по
архитектон
от затылоч
по типу Е
верхний эт
рина попер
хранении к
значительн
Oima на р
ления закл
соседних ф
снизу с обл
К концу ср
соответству
Ois на рис.
тем отметит
полей 18 и
В топогр
резка онтоге

является тем же самым. Повсюду кора мозга развивается из трех основных зон поперечника, а следовательно, и из образующих эти зоны нейронных комплексов, входящих в состав соответствующих архитектурных слоев и подслоев. В этом отношении следует признать, что вся новая кора действительно построена по единому плану, как это подчеркивал и Бродман.

Особенности прогрессивного обособления по поверхности полушария закладок различных формаций (областей и полей) новой коры на разных стадиях и течение среднего периода онтогенеза представлены на прилагаемых схематических картах (см. рис. 33, 36, 39, 42 и рис. 34, 37, 40, 43) и микрофотографиях с цитоархитектонических препаратов (рис. 35, 38, 41). Заглавная буква каждого наименования обозначает область, к которой относится соответствующая формация.

Приводим краткий обзор развития цитоархитектонических областей и подразделения последних на поля на данном отрезке онтогенеза.

Затылочная область (O) в начале периода предварительной дифференцировки обнаруживает на наружной поверхности полушария еще недифференцированное строение по типу EI, сменяющееся затем разделением внутри поперечника по типу EII и EIII. У затылочного полюса (*O pol* на рис. 33 и 36; рис. 38, 3) дифференцировка на слои появляется позднее и протекает в более замедленном темпе, чем в более кпереди лежащих отделах O. Закладки поля 18 (*Oldp* на рис. 39, а) и поля 19 (*Olda* на рис. 39, а; рис. 41, 10) на наружной поверхности полушария начинают выделяться лишь во второй половине среднего периода; некоторые различия в особенностях разделения внутри поперечника на слои обнаруживаются также в верхних (*Oldas* и *Oldps* на рис. 42) и нижних (*Oldai* и *Oldpi* на рис. 42) отделах.

На внутренней стенке полушария закладка поля 17 (*area striata*) (*Oim* на рис. 33, 36) вначале характеризуется узким и очень густоклеточным поперечником (рис. 35, 1). На последующих стадиях для цитоархитектонической дифференцировки на слои в закладке поля 17 вблизи от затылочного полюса (*Oi* на рис. 36) характерно резко выраженное по типу EII разделение внутри узкого поперечника на очень плотный верхний этаж и очень рыхлый нижний этаж (рис. 38, 5). Кпереди ширина поперечника в закладке поля 17 значительно возрастает, при сохранении контраста между сильно разрыхленным глубоким этажом и значительно более плотным верхним этажом (рис. 38, 12, см. также *Oima* на рис. 41, 11). Уже с момента первоначального своего обособления закладка *areae striatae* с линейной резкостью отграничивается от соседних формаций (рис. 41, 11). Закладка поля 17 граничит сверху и снизу с общей закладкой полей 18 и 19 (*Ois* и *Oii* на рис. 33, 36, 39). К концу среднего периода внутри этой общей закладки обособляются соответствующие отделы поля 18 (*Oisi* и *Oiis* на рис. 42, см. также *Oiis* на рис. 41, 11) и поля 19 (*Oiss* и *Oiii* на рис. 42). Необходимо затем отметить подразделение закладки поля 17, так же как и закладок полей 18 и 19, на передний (*Oima*, *Oisa*) и задний (*Oimp*, *Oisp*) отделы.

В топографическом отношении на протяжении рассматриваемого отрезка онтогенеза отмечается удлинение кпереди территории, занимаемой

затылочной областью по внутренней стенке полушария; одновременно наблюдается сужение этой территории кпереди и смещение ее книзу в связи с прогрессивным ростом и надвиганием книзу заходящих на внутреннюю стенку полушария формаций верхней теменной области. К концу среднего периода выявляются также закладки шпорной и теменно-затылочной борозд в переднем их отделе вместе со стволом шпорной борозды.

Вся расположенная кпереди от затылочной области территория отчетливо выявляет основную форму подразделения коры по стенкам полушария. На верхней стенке и прилегающей к ней части внутренней стенки обособляется закладка верхней теменной области (*Ps* на рис. 33 и 36, см. также рис. 35, 3; рис. 38, 8), позднее более дробно подразделяющаяся на передний, средний и задний отделы (*Psa*, *Psm*, *Psp* на рис. 39 и 42), относящиеся к закладке поля 7, и на расположенную наиболее кпереди, переходную к постцентральной и прецентральной областям закладку поля 5 (*Psaai* на рис. 33 и 36). В закладках формаций верхней теменной области дифференцировка внутри поперечника коры на этажи начинает выявляться позднее, выражена слабее и переход между обоими этажами более постепенный, чем в коре наружной стенки полушария (ср. *Ps* на рис. 35, 3 и 38, 8 с *OTPl* на рис. 38, 7).

Что касается топографических соотношений роста по поверхности полушария закладки верхней теменной области, то можно отметить все большее распространение ее по внутренней поверхности полушария с выделением соответствующих участков (*Psaai*, *Psai*, *Psmi*, *Pspi* на рис. 39 и 42); при этом более кзади расположенные участки с течением времени все больше заходят книзу между затылочной и лимбической областями.

На большей части протяжения наружной стенки полушария кпереди от затылочной области нами выделяется особая межуточная область (*OTPl* на рис. 33 и 36), представляющая собой общую закладку, на основе которой происходит на более поздних стадиях среднего периода дифференцировка закладок полей нижней теменной области и полей височно-теменно-затылочной подобласти височной области. Прогрессивная дифференцировка в направлении дефинитивной стратификации протекает здесь типичным образом, обнаруживая отчетливое разделение на этажи и слои (см. схемы на рис. 34, а; 37, а; а также рис. 35, 2 и 38, 7).

На более поздних стадиях рассматриваемого периода начавшие уже ранее обособляться закладки нижнетеменных полей 40 и 39 (*Pia* и *Pip* на рис. 33 и 36, см. также рис. 41, 7) распространяются на всю верхнюю часть межуточной области *OTPl*, тогда как большая по размерам нижняя ее часть дифференцируется на три вытянутые в горизонтальном направлении отдела (*OTPls*, *OTPlm*, *OTPlv* на рис. 39 и 42), которые составляют непосредственное продолжение кзади соответствующих поясов собственно височной области.

Закладка расположенного более кпереди, ближе к середине наружной поверхности полушария, поля 40 начинает обособляться раньше, характеризуется большей устойчивостью протекания самого процесса обособления и лучше отграничивается от расположенных по соседству

закладок других полей, чем лежащая более кзади, ближе к затылочному полюсу, закладка поля 39 (ср. *Pia* и *Pir* на рис. 33 и 36). Последняя отличается значительно выраженной общей нестойкостью citoархитектонической структуры, обнаруживая то сильнее, то слабее выступающие черты переходности к соседним закладкам. В закладке поля 40, лежащей более центрально, разделение внутри поперечника на слои протекает в заметно более ускоренном темпе, чем ■ закладке поля 39.

В топографическом плане для развития нижней теменной области характерным является распространение закладки поля 40 кпереди и книзу, что и обуславливает смещение в этом же направлении закладок полей постцентральной и прецентральной областей вместе с разделяющей их центральной бороздой.

Территория новой коры, занимающая нижнюю стенку полушария (*OTPv* на рис. 33, 36, 39 и 42, см. также схемы на рис. 34 и 37 и рис. 38, 4), подобно *OTPl*, представляет собой межуточную область, переходную между расположенными на этой стенке формациями затылочной и собственно височной областей, составляя непосредственное продолжение кзади базального пояса последней. Наиболее характерной особенностью citoархитектонического развития коры на нижней стенке полушария, по сравнению с корой на наружной стенке полушария, является значительно более слабо выраженная дифференцировка на верхний и нижний этажи, в связи со слабо намеченным разрежением глубокой части поперечника. В результате этого поперечник имеет здесь сплошной, слитный характер (ср. *OTPv* на рис. 38, 4 с *OTPl* на рис. 38, 7). Указанные различия в характере дифференцировки на слои между корой наружной и корой нижней стенки полушария сохраняются на всем протяжении онтогенеза до взрослого состояния включительно.

Собственно височная область (*T*) относится к числу наиболее интенсивно развивающихся ■ пренатальном онтогенезе областей новой коры; макроскопически это сказывается ■ сильном росте височной доли мозга и продвижении кпереди ее полюсного отдела, наряду с прогрессивным ростом кзади и углублением силвиевой борозды на протяжении всего среднего периода онтогенеза. На более ранних стадиях этого периода обнаруживается основное разделение закладки этой области на два отдела, составляющие непосредственное продолжение кпереди формаций *OTPl* и *OTPv*: расположенный на наружной стенке (*TI* на рис. 33 и 36) и расположенный на нижней стенке (*Tv* на тех же рисунках). Кпереди оба эти отдела сливаются в полюсном отделе височной доли (*Tpol*). На более поздних стадиях среднего периода из этих отделов обособляются закладки верхней, средней и нижней (базальной) подобластей собственно височной области (*Ts*, *Tm*, *Ti* на рис. 39 и 42).

Своеобразие развития закладки верхней височной подобласти состоит в том, что ■ ней на данных стадиях онтогенеза еще отсутствуют закладки супратемпоральных полей 41 и 42. В соответствии с этим извилины Гешля на супратемпоральной поверхности первой височной извилины также еще не выражены. Как показало исследование А. С. Арутюновой (1951), эти поля обособляются, вместе с развитием извилин Гешля, на которых они расположены, лишь в позднем периоде

внутриутробной жизни. Таким образом, на рассматриваемом отрезке онтогенеза речь идет, по существу, лишь о развитии закладки поля 22.

Необходимо специально отметить своеобразный ход дифференцировки закладки средней височной подобласти, которая первоначально возникает как переходной участок (см. *tlv* на рис. 36) между закладками верхней и нижней височных подобластей.

В пределах нижней височной подобласти, наряду с занимающим нижнюю стенку основным отделом (*Tiv* на рис. 39 и 42, что соответствует, по-видимому, полю 20 *tc*), выделяется меньший по протяжению участок (*Tilu* на рис. 39 и 42, что соответствует, по-видимому, полю 20 *b*), расположенный на переходе нижней стенки полушария в наружную и соответственно обнаруживающий в своем цитоархитектоническом развитии черты переходности от нижней височной подобласти к средней височной подобласти.

Различия в характере предварительной дифференцировки на слои между закладками подобластей височной области, занимающими наружную и нижнюю стенки полушария, идут в основном в тех же направлениях, что и в соответствующих формациях височно-теменно-затылочной подобласти. Закладка верхней височной подобласти (поле 22, см. рис. 41, 9) характеризуется особенно интенсивной, по сравнению с остальными формациями задних отделов полушария, дифференцировкой на слои; кора обнаруживает здесь черты приближения к дефинитивному семислойному типу заметно раньше, чем в других местах этой части полушария. Эти особенности развития, типичные для верхней височной подобласти, могут быть прослежены до височного полюса включительно (рис. 38, 2). В закладке средней височной подобласти (поле 21) предварительная дифференцировка в направлении семислойного типа протекает в более замедленном темпе и имеет смягченный характер по сравнению с верхней височной подобластью. В закладках формаций нижней височной подобласти (рис. 41, 8) предварительная дифференцировка на слои на всем протяжении среднего периода онтогенеза выступает, как и в занимающих нижнюю стенку полушария формациях височно-теменно-затылочной подобласти, слабо и характеризуется, подобно этим последним, уплотнением глубокого этажа и относительной равномерностью в степени густоклеточности обоих этажей.

На более ранних стадиях среднего периода закладка всей теменной коры переходит в закладку всей лобной коры через посредство лежащих на верхней и на наружной стенке полушария участков, обнаруживающих по особенностям цитоархитектонического развития выраженный переходной характер между той и другой корой (*Fps* и *Fpm* на рис. 33 и 36). Черты переходности в строении этих участков сказываются в том, что в них, наряду с характерно для теменной коры протекающей дифференцировкой на слои, выявляется островчатость в расположении клеток нижнего этажа, которая впереди переходит в типичную для всей лобной коры волнистость.

На более поздних стадиях среднего периода из этих переходных между теменной и лобной корой участков дифференцируются, с одной стороны, закладки полей постцентральной области (*PCp*, *PCpp*, *PCpa* на рис. 39 и 42; см. также рис. 41, 6), а с другой стороны, — закладка

гигантопирамидного поля прецентральной области (*FCa* на рис. 39 и 42; см. также рис. 41, 5). В генезе всех указанных выше полей из одной общей закладки находит свое выражение, очевидно, обусловленное филогенетически единство сенсомоторной коры.

Для развития полей постцентральной области (из которых *PCp* соответствует закладке поля 3, а *PCpp* закладке поля 1) представляется типичным относительно рано выявляющееся четкое отграничение их как между собой, так и в отношении соседних формаций, ■ особенности гигантопирамидного поля.

Обращает на себя внимание появление линейно резкой границы между закладками постцентральных и прецентральных формаций, одновременно с значительными различиями во внутреннем строении их поперечника, при отсутствии какого-либо намека на центральную борозду. Линейная резкость границы здесь все же уступает таковой в закладке *ageae striatae*. С появлением центральной борозды у дна ее обособляется узкая полоса, имеющая типичное переходное строение между постцентральными и прецентральными формациями (*PCpa* на рис. 42).

Цитоархитектонически развитие полей постцентральной области имеет сходный характер с развитием всей теменной коры, передний отдел которой составляет эта область. Особенностью последней является, при наличии уплотнения верхнего и значительного разрежения нижнего этажа, преобладание по ширине нижнего этажа над верхним в связи с сильно выраженным здесь расширением средней зоны поперечника — закладки слоя V (ср. *PCpp* на рис. 41, 6 с *Pia* на рис. 41, 7).

Своеобразие в развитии формаций прецентральной области — гигантопирамидного поля 4 (*FCa* на рис. 39 и 42, см. также рис. 41, 5), а также расположенного впереди от него лобного агранулярного поля 6 (*Fmp* и *Fs* на рис. 33 и 36; *Fpsm* и *Fs* на рис. 39 и 42; см. также рис. 41, 4) выявляется уже с момента обособления соответствующих закладок.

Характерным представляется то, что ■ закладках этих формаций, которые и в коре мозга взрослого отличаются слабо выраженной слоистостью ■ в которых внутренний зернистый слой IV выступает очень неотчетливо или даже отсутствует в цитоархитектонической картине, эмбриональная дифференцировка внутри поперечника на слои выявляется с самого же начала обособления соответствующих закладок в нерезко выраженной степени. В частности, слой IV появляется в этих формациях относительно поздно и в течение всего пренатального онтогенеза имеет рассеянный, нечетко отграниченный от соседних слоев вид (см. микрофотографии соответствующих полей на рис. 32). Закладки этих формаций обнаруживают ■ своем развитии, уже с момента своего образования ■ онтогенезе, ясно выраженные черты «агранулярной гетеротипической коры» по Бродману. Благодаря этой особенности формации агранулярной коры отличаются по всему ходу своего развития от формаций типичной гранулярной (гомотипической по Бродману) коры с ее хорошо выступающей уже с начала обособления соответствующих корковых закладок слоистостью внутри поперечника.

Для обеих закладок полей прецентральной области (рис. 41, 5 и 4), так же как и для развития на данном периоде онтогенеза всей лобной

коры, характерным является наличие резко выраженной полосы уплотнения на уровне эмбрионального слоя II, при отсутствии ясно выраженной дифференцировки на слои всего остального поперечника коры (тип *EN* — см. схемы на рис. 34, 37, 40, 43). Как в закладке поля 4, так и в закладке поля 6 весь поперечник под поверхностной полосой клеточного сгущения представляется сильно и равномерно разреженным. На фоне этого общего разрежения в закладке поля 4 уже у плода 5^{1/2} лунных месяцев отчетливо выступает полоса юных гигантских пирамидных клеток в средней части слоя V. Отделы поля 6, лежащие на верхней стенке (*Fsp* и *Fs* на рис. 33 и 36; *Fpsms* и *Fs* на рис. 39 и 42; см. также рис. 35, 4; рис. 38, 9; рис. 41, 4) и на наружной стенке полушария (*Fmp* на рис. 33 и 36; *Fpsmm* на рис. 39 и 42), обнаруживают известные различия в характере citoархитектонического развития, сходные с таковыми в формациях лобной области (см. ниже).

Закладка прецентральной области продолжается в лобную область посредством узкой, загибающейся при переходе на верхнюю стенку кпереди зоны (*Fmp* на рис. 33, 36, 39 и 42), обнаруживающей выраженные черты переходности от одной области к другой и входящей, по видимому, в состав закладки поля 8 коры мозга взрослого.

К концу среднего периода онтогенеза выделяются также оперкулярные участки полей 6 и 8 (см. обозначения соответствующих полей с приставкой *op* на рис. 39 и 42) и участки на внутренней стенке полушария (*Fpsmpi*, *Fpsmsi*, *Fsi* на рис. 39 и 42). И те и другие составляют непосредственное продолжение кзади соответствующих поясов лобной области (см. ниже); сходным образом дифференцируются и закладки, имеющие переходной характер к лимбической области (*FspL* и *FsL* на рис. 33 и 36).

Лобная область (*F*) представляется наиболее обширной по занимаемой на поверхности полушария территории и наиболее сложной по многообразию citoархитектонической дифференцировки в разных ее местах. Вместе с тем эта область обнаруживает на всем своем протяжении единство как основного направления структурной дифференцировки, так и основного плана разделения на формации по стенкам полушария.

Основным исходным типом предварительной стратификации коры лобной области является сочетание поверхностной полосы клеточного сгущения с различно выраженной в разных местах волнистостью на фоне остального поперечника (тип *EN/и* на рис. 34, 37, 40, 43). Дифференцировка последнего на этажи и слои протекает, как уже указывалось, атипично по сравнению с таковой в закладках полей теменной, височной и затылочной коры и выступает гораздо менее отчетливо.

В пределах всей лобной области могут быть выделены следующие комплексы формаций, входящих в состав соответствующих полей у взрослого: на верхней стенке полушария (*Fsa* на рис. 33, 36, 39, 42; см. также рис. 41, 3); на верхенаружной части стенки полушария (*Fm*, *Fma* на рис. 33, 36, 39, 42; см. также рис. 35, 6; рис. 38, 10; рис. 41, 2); на ниженаружной части стенки (*Fim*, *Fii* на рис. 33, 36, 39, 42; см. также рис. 35, 7; рис. 38, 6 и 11; рис. 41, 1); на нижней стенке полушария (*Fv* на рис. 33, 36, 39, 42); на внутренней стенке полушария (*Fsai*,

Fvai, *Fvi* на рис. 33, 36, 39, 42). Структурные различия в развитии всех указанных выше разделов лобной области заключаются главным образом в степени выраженности разрежения поперечника коры от поверхности в глубину, а также в форме и густоте находящейся в нем волнистости. Кпереди, по мере приближения к лобному полюсу (*Fpol* — см. рис. 38, 1), эти структурные различия, наблюдающиеся по окружности полушария, постепенно стираются.

Участки лобных формаций, расположенные на верхней стенке полушария (см. рис. 41, 3), характеризуются относительно равномерной разреженностью всего поперечника под поверхностной полосой уплотнения и слабо выступающей на этом фоне островчатостью, которая скорее имеет форму неясно выраженных, расплывчатых клеточных сгущений. Дифференцировка внутри поперечника на этажи и слои не выражена.

Участки лобных формаций, расположенные на верхненаружной части стенки (см. рис. 35, 6; рис. 38, 10; рис. 41, 2), характеризуются наиболее типично выраженной, с закругленными контурами волнистостью. По сравнению с корой на верхней стенке эти участки обнаруживают, на более поздних стадиях рассматриваемого периода, значительно выраженное разрежение и глубокой части поперечника, соответствующей нижнему этажу коры, при значительной густоклеточности верхнего этажа. Предварительная дифференцировка на слои протекает в этом комплексе формаций лобной области в значительно более интенсивном темпе, чем во всех остальных ее разделах.

Участки лобных формаций, расположенные на нижненаружной части стенки (рис. 35, 7; рис. 38, 11; рис. 41, 1), характеризуются сильнее выраженным разрыхлением поперечника и глубину, в связи с чем волнистость приобретает здесь по сравнению с корой на верхненаружной части стенки более удлиненную форму, располагаясь в виде горизонтально ориентированных клеточных тяжей (ср. рис. 35, 6 и 7; рис. 38, 10 и 11; рис. 41, 1 и 2). Дифференцировка на этажи выступает здесь более отчетливо лишь ближе к концу среднего периода онтогенеза. Кзади, по направлению к островковой области, разрыхление внутри поперечника все более возрастает, в связи с чем волнистость приобретает все более разрыхленный характер (см. рис. 38, 11 и 6).

В участках лобных формаций, расположенных на нижней стенке полушария, отмечается значительное усиление густоклеточности прилежащей к коре части межзоточного слоя стенки, при одновременном значительном сужении поперечника самой корковой закладки. Общим для корковых закладок, занимающих нижненаружную часть стенки и нижнюю стенку, является отсутствие выраженной дифференцировки на слои на протяжении всего среднего периода онтогенеза. Подобное строение (по типу *EN/ii*) сохраняется здесь еще на седьмом лунном месяце.

На основе обрисованного выше общего плана подразделения коры лобной области по стенкам полушария протекает на протяжении среднего периода онтогенеза обособление соответствующих полей. Таким путем поля 9, 46 и 10 лобной гранулярной коры образуются преимущественно за счет формаций, занимающих верхненаружную часть стенки и верхнюю стенку на соответствующих уровнях (*Fma* и *Fsa* на рис. 33

и 36). На более поздних стадиях среднего периода корковые закладки верхненаружной части стенки по направлению к лобному полюсу постепенно все больше распространяются на верхнюю стенку, все более отесняя закладки последней к внутренней стенке. Другим усложнением цитоархитектонического развития комплекса верхненаружной части стенки является выделение оперкулярных участков (см. соответствующие обозначения с приставкой *op* на рис. 39 и 42), которые могут быть рассматриваемы как зачатки полей 44 и 45 нижней лобной извилины. Важно подчеркнуть, что все эти внутренние перестройки топографических соотношений между различными развивающимися корковыми формациями начинают проявляться при еще совершенно гладкой здесь поверхности полушария.

Формации, занимающие нижненаружную часть стенки, в основном имеют отношение к дифференцировке поля 46, а формации на нижней стенке полушария (*Fv* на рис. 33, 36, 39, 42) и на прилежащем к ней отрезке внутренней стенки (*Fvi* на рис. 39, 42) — к соответствующим полям вентральной части лобной области (поля 11 и 12). Оба эти комплекса — нижненаружной части стенки и нижней стенки — характеризуются, по сравнению с комплексами верхненаружной части стенки и верхней стенки, большей устойчивостью цитоархитектонического развития поперечника и топографических соотношений.

Зона корковых формаций, расположенная на внутренней стенке полушария, по соседству с верхней стенкой (*Fsai* на рис. 39 и 42), так же как и отрезок этой зоны, граничащий с формациями на нижней стенке полушария (*Fvi* на рис. 39 и 42), обособляются первоначально из одной общей дугообразной полосы, имеющей переходное строение между корой лобной и корой лимбической областей (*FsaL* и *FvL* на рис. 33 и 36). Участки этой зоны, пограничные с формациями на верхней стенке, имеют сходное с последними строение, отличаясь от них несколько большей тонкостью и стройностью цитоархитектонической структуры, что свойственно коре всей внутренней стенки полушария.

Расположенная в центральной части полушария островковая область (*J*) представляет собой, как уже указывалось, наиболее рано обособляющуюся в онтогенезе часть новой коры, развивающуюся на первых порах в наиболее интенсивном темпе и на протяжении всего раннего периода значительно опережающую по срокам формирования всю остальную новую кору. С переходом раннего периода в средний, по мере того как идет развертывание предварительной дифференцировки на слои по поверхности полушария, темп развития островковой области по отношению ко всей новой коре на наружной поверхности полушария все более замедляется. По темпам роста и структурной дифференцировки формации новой коры начинают постепенно обгонять островковую область. Выражением этих соотношений и является обособление в пределах соответствующих формаций теменной, височной и лобной коры оперкулярных отделов, которые с течением времени все больше надвигаются на островок со всех сторон, смещая его в глубину стенки полушария. Вместе с тем следует отметить, что процессы цитоархитектонической дифференцировки внутри поперечника на слои, хотя и протекают в островковой области в относительно замедленном темпе,

тем не менее на всем протяжении среднего периода сохраняют устойчивый равномерный прогрессирующий характер.

Для общего плана подразделения островковой области на отдельные формации типичными являются изменения в строении поперечника, наблюдающиеся в дорсо-вентральном направлении, т. е. при приближении к краю новой коры, а также ■ каудооральном направлении, т. е. от затылочного полюса к лобному полюсу.

При приближении к формациям, не относящимся к новой коре, отмечается постепенное сужение поперечника островковой коры ■ результате нарастающего разрыхления ■ глубокой его части (см. переход *Im_s* в *Im_i* на рис. 35, 8). В результате этого вся территория островковой области может быть разделена на два, имеющих дугообразную форму, пояса, из которых наружный граничит с оперкулярными отделами соответствующих формаций теменной, височной и лобной коры, а внутренних — с формациями, не относящимися к новой коре (см. зоны *I...s* ■ зону *I...i* на рис. 33, 36, 39 и 42).

В каудоростральном направлении островковая область делится на два главных отдела — задний (*I_p*, *I_{mp}* на рис. 33, 36, 39 и 42) и передний (*I_a*, *I_{am}* на тех же рисунках), которые переходят друг в друга через посредство имеющего переходное строение отдела (*I_m* на тех же рисунках). Задний отдел островковой области по характеру предварительной дифференцировки на слои обнаруживает основное сходство с корой всей задней половины полушария, тогда как в переднем отделе этой области с большой устойчивостью выявляются те же особенности цитоархитектонического развития, что и в коре всей передней половины полушария. Переход переднего отдела островковой области ■ формации лобной области на нижненаружной части стенки полушария совершается с большой постепенностью, через посредство переходных участков (*I_F* на рис. 33, 36, 39 и 42).

Лимбическая область (*L*) как по особенностям цитоархитектонической дифференцировки внутри поперечника коры, так и по общему плану топографического подразделения на формации обнаруживает значительное сходство с островковой областью. Подобно последней кора лимбической области обнаруживает характерное сужение поперечника при приближении к окружающей мозолистое тело полоске формаций, не относящихся к новой коре. Отчетливо выявлено также, уже с ранних стадий периода предварительной дифференцировки коры на слои, основное разделение лимбической области на задний и передний отделы, с соединяющим их переходным участком (*L_p*, *L_a*, *L_{ap}* на рис. 33, 36, 39, 42). Как и в островковой области, задний и передний отделы лимбической области обнаруживают общность развития со всеми корковыми формациями соответствующих половин полушария. Своеобразной особенностью цитоархитектонической дифференцировки коры лимбической области является разрежение средней части поперечника. Этот признак выражен главным образом в заднем отделе лимбической области в связи с лучше выступающим здесь разделением на этажи. В переднем отделе, где весь поперечник представляется более или менее равномерно разреженным (по типу *ENI*), эта особенность строения в значительной мере сглаживается.

Уже с начала обособления лимбической области на всем ее протяжении выделяется зона переходных участков к расположенным по соседству формациям теменной и лобной коры (*P...L, FP...L, F...L* на рис. 33, 36). На более поздних стадиях среднего периода онтогенеза из наружной части этой переходной зоны выделяется упоминавшийся выше пояс закладок теменной и лобной областей на внутренней стенке полушария (*Ps...i, FPsm...i, Fsi, Fsai, Fvi* на рис. 39 и 42), из которого дифференцируются, по всей вероятности, поля 31 и 32. Внутренняя же часть этой зоны переходных участков сохраняется и на всех последующих стадиях онтогенеза как собственно переходная к лимбической области от расположенных по соседству с ней областей новой коры.

Из приведенного выше обзора видно, что развитие формаций новой коры в онтогенезе представляет весьма сложный и многообразный процесс. Различные области и поля коры отличаются друг от друга не только своими структурными особенностями в мозгу взрослого, но и всем ходом своего развития. Своеобразие развития соответствующих корковых закладок указывает, что формации (области и поля) зрелой коры представляют собой образования, не равнозначные друг другу во многих отношениях. Таким образом, новая кора представляет собой совокупность образований, отличающихся особенностями своего развития и находящихся в весьма сложных соподчиненных взаимоотношениях. Специфика в развитии той или иной корковой закладки может быть установлена лишь на основании соотношений данной закладки и всех остальных корковых закладок. Иными словами, понять своеобразие в развитии каждой отдельной корковой формации можно лишь исходя из представления о развитии всей совокупности корковых формаций, т. е. всей коры большого мозга.

Можно следующим образом представить последовательность выявления в онтогенезе различных факторов, определяющих собой как ход формирования коры в целом, так и характер дифференцирующихся закладок различных корковых формаций.

Ранее всего, как мы видели, выступает фактор развития нейронов коры. Начальные дендриты, так же как очертания тела клетки и первые коллатерали у аксонов, выявляются еще задолго до первых признаков предварительной дифференцировки на слои. Этот фактор нейронного развития имеет, надо полагать, наибольшее значение для процессов формирования коры, начиная с момента первоначального обособления закладки коры и на протяжении всего онтогенеза.

Признаки цитоархитектонического усложнения (начальные ступени предварительной дифференцировки поперечника на эмбриональные слои) начинают выявляться значительно позже дифференцировки отдельных нейронов, на основе уже более или менее продвинувшегося развития нейронов коры. Очевидно, сама дифференцировка поперечника на слои непосредственно связана с характером развития различных групп нейронов в разных уровнях поперечника. Таким образом, появление деления поперечника на слои есть следствие особенностей нейронного строения и соответствующих частей поперечника и обусловлено этими особенностями. Этот фактор цитоархитектонического

развития по своему значению для процессов формирования коры стоит на втором месте после фактора нейронного развития.

В свою очередь цитоархитектонические особенности и различия, свойственные определенным корковым формациям — областям и полям коры, — начинают выступать до появления первых признаков усложнения макроскопического рельефа полушария.

Местные особенности строения, характерные для развивающихся закладок соответствующих корковых формаций, так же как и типичные для них топографические соотношения, начинают выявляться еще до того, как происходит образование первых извилин и борозд на поверхности полушария. Закладки определенных областей и полей коры могут быть установлены по особенностям своего цитоархитектонического строения уже на тех стадиях онтогенеза, на которых поверхность полушария имеет еще гладкий вид.

Предшествование цитоархитектонического развития образованию извилин и борозд имеет место и в филогенезе: у лиссенцефалов кора мозга обнаруживает ясную цитоархитектоническую дифференцировку при отсутствии извилин и борозд.

Ярким примером предшествования цитоархитектонического развития образованию извилин и борозд могут служить соотношения в месте формирования ринальной борозды. По исследованиям Г. З. Левина (1936), эта борозда появляется в онтогенезе у человека лишь тогда, когда различия в цитоархитектоническом строении между соответствующими формациями выступают уже с полной определенностью. На рис. 10 видно, что четко выраженные цитоархитектонические различия между основными территориями коры выявляются задолго до образования соответствующих извилин и борозд.

В качестве другого примера предшествования микроскопической дифференцировки макроскопической можно сослаться на отчетливое отграничение закладок прецентральных и постцентральных формаций еще до того, как появляется центральная борозда (см. рис. 31, а). Укажем далее на то, что закладки соответствующих теменных и височных полей начинают выявляться задолго до образования извилин и борозд, с которыми связаны эти формации в мозгу взрослого. Особенно демонстративным представляется в этом отношении отчетливое разделение собственно височной области на три подобласти при еще совершенно гладкой поверхности полушария (см. рис. 39 и 42).

Таким образом, складчатость коры (извилины и борозды), определяющая собой ее рельеф, выступает в онтогенезе всего позже, уже на основе более или менее заметно продвинувшегося развития цитоархитектонического строения коры. В основе образования извилин и борозд находится дальнейший рост обособившихся закладок различных корковых формаций по поверхности полушария. Возникающие при этом сложные взаимодействия растущих по поверхности корковых закладок, обусловленные в свою очередь неравномерностями в темпах роста отдельных закладок, влекут за собой смещение соответствующих участков поверхности полушария, их выпячивания и западения.

Для понимания топографических соотношений между отдельными областями и полями в коре мозга взрослого значительный интерес

представляет характер взаимного отграничения в ходе онтогенеза закладок различных корковых формаций.

На более ранних стадиях, соответствующих предварительной дифференцировке на слои, новая кора характеризуется, как правило, на всем своем протяжении общей постепенностью изменений в строении поперечника и соответственно постепенностью взаимных переходов обособляющихся в ней формаций. Даже переход между корой лобной доли и корой теменной доли, столь сильно различающихся между собой по особенностям цитоархитектонического развития, представляется на этих стадиях онтогенеза еще совершенно постепенным (переходная формация *FP* на рис. 33 и 36). Только закладка *areae striatae* (рис. 31, б) с самого начала ее обособления отчетливо отграничивается от соседних формаций. В дальнейшем, по мере того, как все более отчетливо выступают местные особенности и различия в строении корковой пластинки, переходы между отдельными формациями также выявляются все более отчетливо.

Типичным в этом отношении является развитие закладок височных и теменных полей. В височной области переход коры наружной стенки полушария в кору нижней стенки полушария имеет на более ранних стадиях еще очень постепенный характер, несмотря на то, что различия между той и другой в особенностях предварительной дифференцировки на слои уже на этих стадиях выступают вполне отчетливо. На последующих стадиях, по мере обособления закладок верхней, средней и нижней подобластей височной области, эти закладки все более отчетливо отграничиваются одна от другой.

Граница между постцентральной и прецентральной областями начинает отчетливо выявляться ранее, чем в других отделах новой коры, но позднее, чем граница закладки *areae striatae*.

Наряду с отмеченным выше все более отчетливо выступающим разграничением между полями имеются и такие места, в которых на протяжении всего рассматриваемого периода онтогенеза сохраняется постепенность перехода отдельных формаций. В частности, весьма постепенный характер при наличии значительных различий в строении поперечника имеет переход закладки поля 5 в закладку *areae gigantopyramidalis*. Такая же постепенность свойственна и переходу закладки *areae gigantopyramidalis* в закладку *areae frontalis agranularis*.

Особо необходимо остановиться на выделении в новой коре определенных переходных формаций в собственном смысле этого слова. При этом на более ранних стадиях развертывания цитоархитектонической дифференцировки обособление таких формаций происходит преимущественно в местах, где граничат между собой различные области. На более поздних стадиях переходные формации обособляются и в пределах отдельных областей. К первым относится зона переходных участков между теменной и лобной областями, с одной стороны, и лимбической областью с другой, затем участки, переходные между островковой и лобной областями (*IF* на наших схемах). Примером вторых является обособление закладки средней височной подобласти.

Существенным представляется далее то, что некоторые формации, обособляющиеся вначале как переходные, превращаются в процессе

дальнейшего развития
монстративно
Данные поля
закладка поля
ного онтогенеза
щейся, во-первых
среза к срезу
формаций. Указ
стадиях, когда
нижних теменных
типична выражен
переходности, при
Суммируя все
различных образ
сти специфику
нейшие, тесно свя
С одной стороны
ных закладках, п
ника, связанные с
той стороны, разн
усложнения их в
ловлено особенно
распространения
цитоархитектониче
образе процессо
новой коры в онто
Существенно
или иного корково
соотношений, по в
корковых полей. И
каждого отдельного
ставления о разви

О НЕКОТОРЫХ

Еще Менерт
(1939) были приве
ложение о том, чт
в определенной за
огенезе. Соответс
акцелерации, выра
ранние стадии эмб
люющей данного ор
ческого развития
В результате
зования обособляю
в более ускоренно
4 Пол. ред. С. А. Саркисс

дальнейшего развития в самостоятельные образования. Особенно демонстративно это выражено в закладках нижних теменных формаций.

Данные формации, в особенности же расположенная более кзади закладка поля 39, характеризуются на протяжении всего исследованного онтогенеза большой общей неустойчивостью развития, выражающейся, во-первых, в большой изменчивости в строении поперечника от среза к срезу и, во-вторых, в неотчетливом отграничении от соседних формаций. Указанные особенности сохраняются и на более поздних стадиях, когда уже определяются топографические взаимоотношения нижних теменных полей с соседними формациями. Для этих полей типична выраженная в различных участках в различной степени печать переходности, приближения в строении к соседним формациям.

Суммируя все вышесказанное относительно особенностей развития различных образований новой коры, определяющих в своей совокупности специфику формирования последних, мы можем различать две главные, тесно связанные между собой, формы проявления этой специфики. С одной стороны, имеют место локальные, различно протекающие в различных закладках, процессы усложнения внутреннего строения поперечника, связанные с особенностями дифференцировки его на слои; с другой стороны, разные закладки отличаются между собой по характеру усложнения их внешних, топографических взаимоотношений, что обусловлено особенностями обособления различных закладок, их роста и распространения по поверхности полушария. К обоим этим факторам цитоархитектонической дифференцировки может быть сведено многообразие процессов становления и прогрессивного развития структур новой коры в онтогенезе.

Существенно то, что сама специфика в характере развития того или иного коркового поля может быть установлена лишь на основании соотношений, по всем особенностям развития, данного поля и остальных корковых полей. Иными словами, можно понять своеобразие развития каждого отдельного коркового поля, лишь исходя из целостного представления о развитии всей совокупности корковых полей.

О НЕКОТОРЫХ ОНТО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СООТНОШЕНИЯХ В РАЗВИТИИ КОРКОВЫХ ФОРМАЦИЙ

Еще Менертом (Menert, 1897, 1898), а затем А. Н. Северцовым (1939) были приведены данные, подтверждающие высказанное ими положение о том, что темпы развития органа в онтогенезе находятся в определенной зависимости от высоты развития данного органа в филогенезе. Соответственно наблюдаемые в онтогенезе гетерохронии типа акцелерации, выражающиеся в смещении закладки органа на более ранние стадии эмбриогенеза, могут быть связаны с прогрессивной эволюцией данного органа, так же как и удлинение срока его онтогенетического развития по способу надставок (анаболий).

В результате подобного рода сдвигов определенные нервные образования обособляются в онтогенезе потомков раньше и развиваются в более ускоренном темпе, а весь цикл их развития растягивается на

более длительный отрезок времени, чем в онтогенезе предков. Эти смещения временных соотношений в индивидуальном развитии организма потомков по сравнению с организмом предков захватывают на самых ранних стадиях всю закладку центральной нервной системы вместе с ее связями с периферическими органами. Они отражаются, таким образом, на обширных сферах рефлекторных деятельности организма и, как можно полагать, имеют весьма существенное значение для расширения, усложнения и усовершенствования приспособительных возможностей к условиям жизни у более высоко стоящих членов систематической группы по сравнению с более низко стоящими.

Есть основание полагать, что у более высоко стоящих представителей ряда весь цикл развития нервных структур не только раньше начинается, но и позднее заканчивается, чем у низших представителей, растягиваясь на более длительный отрезок не только пренатального, но и постнатального онтогенеза. Так, согласно исследованиям Московского института мозга (И. А. Станкевич, 1961б), цитоархитектоническое развитие коры мозга достигает у человека своего завершения позднее, чем у обезьяны.

Еще в 1935 г. нами были отмечены следующие соотношения в сроках обособления закладок различных по уровню организации корковых формаций в индивидуальном развитии у человека, не согласующиеся с последовательностью их происхождения в филогенезе позвоночных. Оказалось, что в онтогенезе образование закладки эволюционно наиболее поздно обособляющейся новой коры (неокортекс) несколько предшествует отграничению закладки эволюционно более рано появляющейся старой коры (архикортекс по классификации И. Н. Филимонова). В то же время, как указывает И. Н. Филимонов (1949а, б), старая кора, обособляясь позднее, чем новая кора, все же завершает свою цитоархитектоническую дифференцировку заметно раньше последней.

Благодаря смещению начала обособления новой коры на более ранний срок и более позднему окончанию ее цитоархитектонической дифференцировки весь цикл развития новой коры растягивается на более длительный отрезок онтогенеза, чем старой коры. Мы имеем здесь перед собой своеобразную гетерохронию, обусловленную, очевидно, крайней степенью усложнения в эволюции наиболее совершенной формы корковой организации — новой коры.

Как проявление той же закономерности можно рассматривать и соотношения в сроках развития и темпах структурной дифференцировки новой коры на протяжении внутриутробной жизни у человека и у кролика.

По исследованиям С. А. Троицкой (1953, 1957), в пренатальном онтогенезе у кролика, так же как в эмбриональном периоде у человека, может быть выделен ряд последовательных ступеней, через которые проходит цитоархитектоническое развитие неокортекса. Намечается три таких ступени, которые могут быть сопоставлены с выделенными нами ранним, средним и поздним периодами пренатального онтогенеза у человека. У кролика закладка коры появляется с 12-го дня эмбриональной жизни, предварительное ее разделение на слои намечается

с 18—20-го
у взрослых удае
сроку удае
биоэлектри
чик, 1940)
При со
и у кролик
их на более
В пред
пренатальн
турной диф
ее формаци
коры, предс
ваются, как
в значитель
наружной п
ческая дифф
раньше, чем
новой коры.
Описани
ческом разви
коры отража
тую претер
островковая
развивающим
По данн
предваритель
кает на нару
сивном темпе
жено относите
сравнению с н
ной части окр
ских и физиол
должны быть
старым ее раз
рактистике и
надлежащими
В этом пл
быть рассматр
«неокортикол
Значительн
обособления к
рия на ранних
ление и более
ковой закладки
как своеобраз
таты сравните
щих приводят
нетически на

с 18—20-го дня, а окончательная стратификация, сходная с таковой у взрослого, устанавливается к 25-му дню. Примерно к этому же сроку удастся зарегистрировать и первую, еще слабо выраженную биоэлектрическую активность в определенных областях коры (А. С. Пенчик, 1940).

При сопоставлении сроков смены этапов развития коры у человека и у кролика видно (рис. 44), что у человека имеется сильное смещение их на более ранние стадии эмбриогенеза по сравнению с кроликом.

В пределах самой новой коры также могут быть отмечены в ходе пренатального онтогенеза определенные соотношения в темпах структурной дифференцировки филогенетически более старых и более новых ее формаций. Так, филогенетически более старые краевые зоны новой коры, представленные островковой и лимбической областями, развиваются, как указывалось, на протяжении среднего периода онтогенеза в значительно более замедленном темпе по сравнению с корой на наружной поверхности полушария. Вместе с тем цитоархитектоническая дифференцировка этих зон новой коры заканчивается несколько раньше, чем в достигающих наибольшей полноты развития формациях новой коры.

Описанные выше соотношения в микроскопическом и макроскопическом развитии островковой области и окружающих ее областей новой коры отражают в онтогенезе особенности структурной перестройки, которую претерпела в ходе эволюции филогенетически более старая островковая область в процессе ее приспособления к особенно бурно развивающимся филогенетически более новым областям неокортекса.

По данным наших исследований, на протяжении всего периода предварительной дифференцировки коры на слои этот процесс протекает на наружной поверхности полушария в значительно более интенсивном темпе, чем на остальных стенках полушария. Особенно выражено относительное отставание в цитоархитектоническом развитии, по сравнению с наружной поверхностью полушария, в коре всей вентральной части окружности полушария. По данным новейших морфологических и физиологических исследований, расположенные здесь формации должны быть отнесены, так же как и краевые зоны новой коры, к более старым ее разделам, обнаруживающим и по своей функциональной характеристике известные черты, сближающие их с формациями, не принадлежащими новой коре.

В этом плане формации наружной поверхности полушария могут быть рассматриваемы как наиболее продвинувшиеся в направлении «неокортиколизации».

Значительный интерес представляют, далее, соотношения в сроках обособления корковой закладки в передних и задних отделах полушария на ранних стадиях пренатального онтогенеза. Более раннее обособление и более интенсивный темп распространения на этих стадиях корковой закладки в лобной части полушария также можно рассматривать как своеобразное выражение онтофилогенетического сдвига. Результаты сравнительно-анатомических исследований в ряду млекопитающих приводят к заключению, что лобная область относится к филогенетически наиболее новым и наиболее интенсивно развивающимся

образованиям новой коры; у человека эта область, занимающая, по данным Е. П. Кононовой (1938), почти четверть территории всей новой коры, достигает по сравнению со всеми другими ее областями наибольшей сложности подразделения на архитектурные формации. Ускоренное развитие в раннем периоде онтогенеза и смещение на более ранние стадии начала обособления лобной области отражают, видимо, большую сложность ее формирования в филогенезе.

Макроскопический рост и цитоархитектоническая дифференцировка височной области приурочены к среднему периоду онтогенеза. Своеобразие развития этой области состоит в том, что интенсивно развивается и рано обнаруживает усложнение предварительной дифференцировки ■ направлении семислойности полюсной отдел, который по данным С. М. Блинкова (1955) относится к филогенетически наиболее поздно формирующимся образованиям височной области.

Уже с начала своего обособления закладки нижнетеменных полей имеют характер «надстроечных» образований, дифференцировка которых протекает на основе обширной на этих стадиях межзачаточной зоны, располагающейся между закладками затылочной, височной и верхней теменной областей. Эти топографические соотношения развивающихся закладок обусловлены, надо полагать, всем ходом формирования соответствующих корковых формаций в ходе филогенеза приматов.

Если сопоставить между собой сроки выделения в пренатальном онтогенезе центральных полей ядерных зон различных анализаторов, то отмечается относительно позднее появление закладки центрального слухового поля на супратемпоральной поверхности верхней височной подобласти. По данным А. С. Арутюновой (1951), эта формация начинает выявляться лишь в течение позднего периода онтогенеза, тогда как соответствующие поля зрительной, общечувствительной и двигательной зон коры достигают вполне отчетливой степени обособления и цитоархитектонической дифференцировки уже в среднем периоде онтогенеза. По данным С. М. Блинкова (1955), поле 41 верхней височной подобласти (в отличие от центральных полей ядерных зон остальных анализаторов) по своим абсолютным и относительным размерам в несколько раз превосходит у человека гомологичную формацию у низших и высших обезьян. Указанные соотношения ■ эмбриональной жизни сроков формирования центральных полей различных ядерных зон связаны, очевидно, с развитием корковых механизмов второй сигнальной системы у человека.

Рассмотренные выше соотношения в развитии закладок формаций новой коры мозга человека определяются всей предшествующей историей развития соответствующих областей и полей ■ эволюции млекопитающих.

Вышесказанное дает основание рассматривать кору мозга взрослого как совокупность неравнозначных образований, весьма разнородных по особенностям своей структурной организации и находящихся в сложных взаимно соподчиненных соотношениях.

Полученный морфологический материал по развитию коры представляет непосредственный интерес для проблемы онтогенеза функций коры.

Глава III

РАЗВИТИЕ ФУНКЦИЙ АНАЛИЗАТОРОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Изучение многих вопросов физиологии высшей нервной деятельности, динамической локализации функций, патологических нарушений в деятельности мозга связано с выяснением механизмов работы анализаторов. Физиологическая литература, посвященная различным аспектам этой проблемы, за последние годы значительно обогатилась новыми важными исследованиями (Л. А. Орбели, 1949; Гранит, 1957; Е. Н. Соколов, 1958; Г. В. Гершуни с сотр., 1957, 1962; Э. Ш. Айрапетьянц, 1960; Р. Эрнандес-Пеон, 1962, и др.).

Однако, несмотря на достигнутые успехи, и по настоящее время наши знания о функциях отдельных анализаторов животных и человека являются далеко неполными.

Более глубокое понимание общих и частных закономерностей в деятельности анализаторов требует проведения исследований в широком биологическом плане, в аспекте онто- и филогенеза, с использованием современных морфологических, биофизических, биохимических и физиологических методик. Особенно плодотворным является путь онтогенетического изучения структуры и функций анализаторов. Выяснение общих черт и различий в становлении и течении физиологических процессов в анализаторных системах на различных стадиях онтогенеза у животных и человека ведет к раскрытию функциональной эволюции этих систем и более конкретному пониманию сложных форм аналитико-синтетической деятельности нервной системы у взрослых организмов. Вместе с тем, изучение количественных и качественных показателей нормальных проявлений функций у развивающегося организма, особенно детского, создает основы для правильной трактовки тех отклонений в функциях, которые происходят при особых условиях и патологических состояниях. В этом отношении исследование анализаторных систем в онтогенезе приобретает важное значение для педиатрии, детской гигиены, педагогики, а в широком смысле для правильного развития и воспитания ребенка.

В настоящей главе дается обзор имеющихся в литературе данных, а также материалов собственных исследований автора и его сотрудников

по формированию функций анализаторов у животных и человека в ранний период онтогенеза.

У высших млекопитающих и человека, обладающих филогенетически наиболее молодым типом развития, в наилучшей степени обеспечивающим выживание особи, онтогенез складывается из двух основных периодов — пренатального (эмбрионального) и постнатального. Первый период, начинающийся от момента образования яйцеклетки и до выхода молодой особи из тела матери, распадается на три подпериода (зародышевый, преплодный и плодный); второй — постнатальный период, также разделяется на несколько частных периодов. У человека внеутробное развитие принято разделять на периоды: новорожденности (до 4 недель жизни), грудного возраста (от 4 недель до 1½ лет), дошкольный (от 1½ до 3 лет), дошкольный (от 3 до 7 лет), младшего школьного возраста (от 7 до 12 лет), подростковый или полового созревания (от 12 до 18 лет), зрелого возраста и старости.

Высокое развитие функций центральной нервной системы у высших позвоночных по сравнению с низкоорганизованными позвоночными или у взрослого животного и человека по сравнению с его ранними стадиями онтогенеза основывается на развитии новых, филогенетически молодых высших нервных образований — коры больших полушарий, базальных ганглиев, промежуточного мозга и др. Эти высшие отделы мозга обеспечивают новую, более совершенную интеграцию нервных функций, в чем и проявляется эволюционное развитие нервной системы.

На базе общебиологических представлений, объясняющих индивидуальное развитие организма, возникли и конкретные теории онтогенеза нервной деятельности. Первые специальные исследования в этом направлении принадлежат Прейеру (Preyer, 1885), который отметил особенности формирования мышечных и рефлекторных движений в зависимости от зрелости различных отделов мозга у зародышей млекопитающих, птиц и амфибий. Большой материал о развитии движений у зародышей низших позвоночных был получен также в работах Бабака (Babak, 1902), Шапера (Schaper, 1893), Гаррисона (Harrison, 1904) и других. Позже обширные исследования по изучению развития двигательных реакций и их нервных механизмов в эмбриогенезе¹ были проведены на рыбах (Винтреберт — Wintrebert, 1917, 1920; Треси — Трасу, 1926), птицах (Куо — Куо, 1932—1939; Цуге — Tuge, 1937), амфибиях (Когхилл — Coghill, 1929; П. К. Анохин и соавт., 1937, 1948), рептилиях (Цуге, 1931), млекопитающих (Кармайкл — Carmichael, 1934; Баркрофт и Баррон — Barcroft, Barron, 1937—1939; Уиндл — Windle, 1940; А. А. Волохов и Е. П. Стокалич, 1947; А. А. Волохов, 1951; И. М. Вул, 1947; Г. А. Образцова, 1961а, и др.) и на человеке (Болаффио и Артом — Bolaffio, Artom, 1924; Берзо — Bersot, 1921; Минковский — Minkowski, 1926; Хукер — Hooker, 1952; Хемфри — Humphry, 1952, 1964; Е. Л. Голубева, К. В. Шулейкина и И. И. Вайнштейн,

¹ Подробный обзор литературы по развитию нервной деятельности в эмбриогенезе дан в монографии А. А. Волохова «Закономерности онтогенеза нервной деятельности в свете эволюционного учения», АН СССР, 1951.

1959). Установленные сроки возникновения, последовательность и характер развития различных двигательных актов в эмбриогенезе у отдельных представителей животных и человека позволили выдвинуть определенные теоретические представления о закономерностях онтогенетического развития функций нервной системы.

Одной из широко известных теорий онтогенеза нервной деятельности является теория Когхилла (1929), согласно которой морфофизиологическое развитие нервной системы идет по принципу «от общего к частному». У развивающегося зародыша вначале возникают двигательные акты обобщенного типа (total pattern), а затем из целостной формы поведения, путем процесса индивидуализации, вычлняются частные, локальные реакции. Эта закономерность, установленная на примере развития личинки амблистомы (аксолотля), по мнению Когхилла, распространяется на всех позвоночных животных и человека.

Однако теория «общего узора» (total pattern) встречает существенные возражения как с фактической стороны, так и с методологических позиций. С точки зрения морфологии эта теория требует наличия в нервной системе аксолотля двух механизмов: механизма для тотальной реакции (первичная моторная система) и механизма для локальных рефлексов (вторичная моторная система). Но выдвигаемые Когхиллом морфологические построения нейрональных отношений оспариваются авторитетными гистологами (А. А. Заварзин, 1941). Механизм индивидуализации реакций остается совершенно не ясным. В своей экспериментально-физиологической части наблюдения Когхилла также не находят убедительного подтверждения, по крайней мере у высших млекопитающих и человека.

Работами многих авторов (Баркрофт и Баррон, 1939; Уиндл, 1940; Минковский, 1928; А. А. Волохов, 1951; И. М. Вул, 1947; Хемфри, 1956, и др.) было показано, что развитие двигательных реакций у плодов млекопитающих и человека происходит не по схеме Когхилла. В связи с этим была выдвинута новая теория развития нервной деятельности — теория локальных рефлексов (local reflexes), согласно которой в эмбриогенезе раньше появляются локальные рефлексy, которые в дальнейшем как бы объединяются и преобразуются в сложные двигательные комплексы. При этом первичные рефлекторные акты, возникающие в виде изолированных движений головы и передних конечностей, занимают у зародыша короткий период времени и скоро переходят в сложно интегрированные движения, что создает впечатление о предшествовании целостных форм поведения частным движениям. Однако следует отметить, что и некоторые сторонники теории локальных рефлексов (Уиндл и др.) несколько упрощенно подходят к процессу интеграции рефлекторной деятельности, рассматривая его как простое объединение или суммацию последовательно возникающих локальных рефлексов.

П. К. Анохиным (1948) была сформулирована теория системогенеза нервной деятельности, которая по мысли автора должна примирить противоречия, существующие между двумя указанными выше теориями. Теория системогенеза рассматривает онтогенетическое развитие нервной деятельности как процесс гетерохронного созревания

функциональных систем. Под функциональной системой в данном случае понимается комплекс центральных нервных образований и связанных с ними периферических рабочих органов, объединенных для выполнения какой-либо специализированной функции организма (например, сосание, глотание, плавание, локомоция и т. п.). При этом существует как бы определенная пригнанность различных функциональных систем к тому или иному периоду онтогенеза. Однако между теорией системогенеза и теорией локальной интеграции, по-видимому, нет принципиальной разницы, так как под единицей приспособления в теории системогенеза, очевидно, понимается не что иное, как более или менее сложный рефлекторный акт (например, сосательный, глотательный и др. рефлексы). Следовательно, то, что понимается под развитием нервной деятельности по типу функциональных систем, можно вполне идентифицировать с развитием по типу формирования определенных специализированных рефлекторных реакций, обеспечивающих основные биологические функции (питание, защиту и т. д.).

Проведенные нами (А. А. Волохов, 1951) специальные исследования формирования функций нервной системы в онтогенезе привели нас к заключению, что развитие нервной деятельности в эмбриогенезе нельзя представлять в виде упрощенных схем. Экспериментальный анализ показывает, что становление и развитие рефлекторных реакций есть сложный процесс, в основе которого лежит непрерывное взаимодействие между возбуждательными и тормозными процессами, разыгрывающимися в различных структурах центральной нервной системы. Это развитие протекает в виде последовательного проявления характерных фаз рефлекторной деятельности, каждая из которых обусловлена морфологическим и функциональным созреванием определенных отделов периферической и центральной нервной системы. При этом важным фактором, влияющим на формирование фаз рефлекторной деятельности, является то, что позже созревающие отделы мозга уже в эмбриогенезе оказывают регулирующее (тормозящее) влияние на функции ранее сформировавшихся отделов.

По нашим данным, у плодов млекопитающих в ходе развития последовательно выявляются:

1) фаза первичных двигательных рефлексов, в виде локальных движений головы и передних конечностей на кожное раздражение; при этом участвуют рефлекторные дуги, замыкающиеся через ядра тройничного нерва в продолговатом мозгу и структуры шейного утолщения спинного мозга;

2) фаза первичной генерализации рефлексов, в виде быстрых обобщенных движений головы, туловища и конечностей на раздражение любого участка кожи; в осуществлении ее принимают участие рефлекторные дуги, замыкающиеся через более обширные области спинного и продолговатого мозга;

3) фаза вторичной генерализации рефлексов, в виде медленно протекающих тонических движений головы, туловища и конечностей на любое раздражение кожи; в осуществлении этой фазы участвуют афферентные экстероцептивные и проприоцептивные образования, связанные с продолговатым и средним мозгом;

4) фаза формирования выделяющихся, тельный, шейных, тела и других, нательном принимают вестибулярных образований формирования деятельности в ней тормозного.

Таким образом, строго приуроченно-физиологические движения головы являются за счет нервных дуг спинного и продолговатого мозга (1961). По данным (1956; С. А. Торопчикова) рецепторно-мозговые отделы, начальные же отделы топографически являются тонических движений образованных, достигая жизни обуславливающих рефлекторных дуг, проводящих движение продолговатого мозга, латерализация в стадии формирования (С. А. Торопчикова) больших полушарий мозга уже вк-

4) фаза специализации двигательных реакций, в виде постепенно формируемых сложных специализированных рефлексов, среди которых выделяются рефлексы: сосательный, глотательный, умывательный, чесательный, отряхивательный, лизательный, оборонительный с конечностей, шейный тонический на конечности, лабиринтный на положение тела и другие; в осуществлении этой фазы, не заканчивающейся в пренатальном периоде, а продолжающейся в постнатальном онтогенезе, принимают участие афферентные части кожного, проприоцептивного и вестибулярного анализаторов, спинной мозг, стволы и подкорковые образования головного мозга и, возможно, кора больших полушарий. Формирование сложных специализированных рефлексов у плодов свидетельствует о сложной интеграции нервных процессов и об участии в ней тормозного процесса уже в период антенатальной жизни животного.

Таким образом, онтогенетическое развитие нервной деятельности строго приурочивается к развитию нервных структур. Экспериментально-физиологический анализ показывает, что локальные и общие движения головы, туловища и конечностей у плодов кролика осуществляются за счет ранее всего созревших структурных звеньев рефлекторных дуг спинного и продолговатого мозга, без участия вышележащих отделов мозга (А. А. Волохов, 1951; А. А. Волохов и Л. А. Пронин, 1961). По данным морфологических исследований (Е. И. Калинина, 1956; С. А. Троицкая, 1958, и др.), в этот период отмечается дифференцировка рецепторных аппаратов кожи и мышц, межпозвоночных и черепномозговых узлов, передних рогов спинного мозга, продолговатого мозга, начальная миелинизация проводящих путей спинальных дуг, обособление друг от друга осевых цилиндров в волокнах путей. Стволовые же отделы головного мозга при этом находятся только на стадии топографической дифференцировки, в цитологическом отношении они являются еще совсем незрелыми. Наличие у плода обобщенных тонических движений уже связано с участием более высоких стволовых образований головного мозга, которые к этому времени, по тем же данным, достигают степени структурной зрелости. Наконец, появление специализированных сложных рефлексов в последние дни пренатальной жизни обуславливается дальнейшей морфологической зрелостью рефлекторных дуг спинного мозга и значительным структурным развитием стволовых, подкорковых и корковых отделов мозга. К моменту рождения у кролика в основном завершается созревание осевых цилиндров в проводящих путях спинальных рефлекторных дуг и значительно продвигается процесс их миелинизации. Чувствительные ядра спинного, продолговатого и промежуточного мозга (задние рога, ядра Голля и Бурдаха, латеральные и вентральные ядра зрительного бугра и др.) находятся в стадии цитологической дифференцировки. В этот период имеются признаки стратификации коры головного мозга, в ней обособляются слои II, V, VI, а клетки V слоя являются пирамидизированными (С. А. Троицкая, 1961). Эти структурные особенности развития коры больших полушарий головного мозга у млекопитающих позволяют считать, что к моменту рождения или вскоре после него кора головного мозга уже включается в рефлекторную деятельность.

Формирование врожденной нервной деятельности в эмбриогенезе человека принципиально сходно с таковым у млекопитающих животных (Берсо, 1921; Минковский, 1928; Фицджеральд и Уиндл — Fitzgerald, Windle, 1942; Хемфри, 1952; Е. Л. Голубева, 1961, и др.). У человеческого зародыша впервые в возрасте $7\frac{1}{2}$ —8 недель появляются локальные двигательные рефлексы в виде контрлатеральной или дорсальной флексии головы на раздражение губ и крыльев носа (без участия других частей тела). К этому времени морфологически созревают все элементы рефлекторной дуги, необходимые для осуществления этого рефлекса (Хемфри, 1952). Начиная с $8\frac{1}{2}$ — $9\frac{1}{2}$ недель контрлатеральная флексия головы на раздражение тех же зон сопровождается участием в движении верхней части туловища и передних конечностей. Примерно с этого возраста обнаруживаются элементы ряда рефлекторных актов, свойственных плоду: сосание, глотание, хватание, мигание, рефлекс Бабинского и др., которые к 13—16 неделям достигают значительной степени выраженности. Но вскоре после этого рефлекторные реакции плода приобретают характер обобщенных, генерализованных движений. При этом каждый участок кожи служит рефлексогенной зоной для самых разнообразных двигательных реакций, распространяющихся на большую или меньшую часть организма. Однако у плодов более зрелого возраста (после 5—6 месяцев) склонность к генерализации рефлексов постепенно исчезает и появляется тенденция к ограничению и специализации рефлексов. В это время плод превращается в достаточно развитый организм, обладающий двигательными рефлексами, свойственными новорожденному ребенку (Минковский, 1928; Хукер, 1952; Пейпер, 1962; Е. Л. Голубева, К. В. Шулейкина и И. И. Вайнштейн, 1959, и др.). Ранние формы рефлексов у зародыша человека, так же как и у млекопитающего животного, осуществляются за счет рефлекторных дуг, замыкающихся в пределах спинного и продолговатого мозга. В связи с недостаточной морфологической зрелостью этих дуг (неполная дифференцировка клеток, незрелость осевых цилиндров волокон, слабая миелинизация), обуславливающей широкую иррадиацию процесса возбуждения и слабую выраженность тормозного процесса, в этот период наблюдаются генерализованные двигательные реакции. В более позднем возрасте специализирующиеся рефлекторные акты протекают уже с участием стволовых и подкорковых отделов головного мозга. В это время цитологическая дифференцировка важных образований мозга (красное ядро, черная субстанция, наружное и внутреннее коленчатое тела и др.), а также клеточная дифференцировка отдельных слоев коры более отчетливо выражены.

Таким образом, к концу периода пренатальной жизни у животных уже обнаруживаются защитно-оборонительные, пищевые, двигательные и элементарные установочные рефлексы, которые напоминают собой рефлексы молодых животных.

Естественно, возникает вопрос, какое биологическое значение имеют у плода эти уже специализированные рефлекторные акты. Играть ли они чисто приспособительную роль для развивающегося зародыша или внутриутробное их созревание есть предварительная стадия подготовки организма к условиям постнатального существования.

Некоторые
цов, 1940, 1965.
у эмбриона млекопитающих
турами и функциями
зрения на каково-то
необходимыми
Б. С. Матвеев, 1961.
генеза наличие
ции, одновременно
зачаткам будущих
следующие этапы
Указанные дв
взглядах физиоло
ных проявлений за
двигательных акто
гие функции плод
виям существовани
шенно другую роль
И. А. Аршавского
дыхательные движе
как подготовительн
функции после рож
определяющие чере
рост и развитие пло
Другие (Баркр
1948; Кармайл, 196
ния в эмбриогенезе
шевой жизни, но и с
требуются организ
сится к млекопитаю
поведения во взросло
При изучении н
ные рефлексы и д
А. А. Волоховым и Л
дойти к эксперимент
ых проявлений в зар
плода кролика (нало
рождения) авторами
рефлекторных реакци
и до рождения. Оказ
именительно продол
лихся туловищной ча
тактиках плодов. Одна
у них отсутствует спо
реакции и сложные сп
ные движения. Поско
плодов выпадают, а
видно, что эти реакци
рую им приписывают

Некоторые авторы (С. Г. Крыжановский, 1939, 1950; В. В. Васнецов, 1940, 1953, и др.) считают, что закладки органов и их функции у эмбриона или плода не имеют ничего общего с дефинитивными структурами и функциями молодого и взрослого организма. С этой точки зрения на каждом данном этапе зародыш обладает приспособлениями, необходимыми только для этого этапа. Другие (В. Г. Касьяненко, 1956; Б. С. Матвеев, 1957, 1960, и др.), признавая на каждой стадии эмбриогенеза наличие зародышевых приспособлений и явлений рекапитуляции, одновременно отводят большое место явлениям гетерохронии как зачаткам будущих признаков, подготавливающих переход организма на следующие этапы пре- и постнатального развития.

Указанные две точки зрения биологов находят свое отражение и во взглядах физиологов, пытающихся объяснить значение функциональных проявлений зародыша, в частности его соматических рефлекторных двигательных актов. Одни авторы рассматривают двигательные и другие функции плода как приспособительные реакции к текущим условиям существования, т. е. у зародыша эти функции выполняют совершенно другую роль, чем у новорожденного. Так, например, по мнению И. А. Аршавского (1948, 1952), двигательные реакции конечностей и дыхательные движения у плодов млекопитающих имеют значение не как подготовительные акты к локомоции и осуществлению дыхательной функции после рождения, а представляют собой адаптивные реакции, определяющие через усиление циркуляторных и обменных процессов рост и развитие плода.

Другие (Баркрофт и Баррон, 1939; Уиндл, 1940; П. К. Анохин, 1948; Кармайл, 1960) считают, что основные функциональные проявления в эмбриогенезе являются не только приспособлениями к зародышевой жизни, но и отражают формирование тех функций, которые потребуются организму в период после рождения. Особенно это относится к млекопитающим, имеющим сложные и специфические формы поведения во взрослом состоянии.

При изучении нервных механизмов, осуществляющих двигательные рефлексы и дыхательные движения у плодов млекопитающих, А. А. Волоховым и Л. А. Прониным (1961) была сделана попытка подойти к экспериментальному анализу вопроса о значении функциональных проявлений в зародышевой жизни. На модели декапитированного плода кролика (наложение лигатуры на шею плода за 9—12 дней до рождения) авторами исследовалось развитие различных двигательных рефлекторных реакций и дыхательных движений от момента операции и до рождения. Оказалось, что декапитированные плоды при удачном вмешательстве продолжают хорошо развиваться. По росту и весу оставшихся туловищной части и конечностей они мало отличаются от интактных плодов. Однако в противоположность нормальным плодам у них отсутствует способность осуществлять тонические обобщенные реакции и сложные специализированные рефлексы, а также дыхательные движения. Поскольку все указанные реакции у декапитированных плодов выпадают, а плод продолжает развиваться, постольку, очевидно, что эти реакции в норме не играют той адаптивной роли, которую им приписывают некоторые авторы.

Конечно, на основании приведенных фактов еще трудно полностью отрицать приспособительное значение двигательных реакций, наблюдаемых у плода в эксперименте. Возможно, что эти реакции играют какую-то адаптивную роль для развития плода, но не в том смысле, что они непосредственно через изменение циркуляторных процессов определяют его рост и развитие. Скорее можно думать, что специализированные рефлексы и дыхательные движения зародыша в норме каким-то образом влияют на морфофизиологическое развитие тех нервных механизмов, посредством которых будут осуществляться приспособительные функции в постнатальной жизни организма. В пользу этого говорит неравномерное созревание механизмов различных специализированных рефлексов, а именно более раннее развитие тех из них, которые более необходимы животному в ранний период после рождения (А. А. Волохов, 1951; Б. Н. Клосовский, 1954; И. Я. Поляков, 1959; Г. А. Образцова, 1961а, и др.). Об этом же свидетельствует тот факт, что развитие того или иного специализированного рефлекторного акта в эмбриогенезе имеет прямое и непосредственное продолжение в постнатальном онтогенезе.

Такое представление о развитии рефлекторных реакций отнюдь не допускает наличия какого-то преформизма или предадаптации в развитии рефлекторных механизмов. Наоборот, оно показывает, что в процессе развития плода при постоянном взаимодействии его с окружающей средой происходит в определенной последовательности морфофизиологическое созревание наследственно закрепленных в эволюции нервных механизмов для осуществления тех или других актов поведения, обеспечивающих приспособление организма к окружающим условиям. Однако высказанное положение ни в коей мере не снимает вопроса о специфических приспособлениях организма на различных этапах и стадиях онтогенеза.

РАЗВИТИЕ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И ФУНКЦИЙ АНАЛИЗАТОРОВ У ЖИВОТНЫХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Образование условных рефлексов у животных начинается с первых дней или недель после рождения, т. е. в тот период, когда происходит наиболее интенсивное развитие корковых структур и формируются отдельные корковые поля, являющиеся зонами представительства соответствующих периферических отделов анализаторов (И. И. Гутнер, 1946; Т. И. Деканосидзе, 1955; С. А. Троицкая, 1961, и др.). Исследования на щенках, котят, крольчатах, детенышах обезьян и других животных, проведенные с первых дней от рождения, показывают, что выработка условных рефлексов происходит в определенные сроки, в зависимости от вида и экологии животного, от анализатора, на который наносится внешнее раздражение, и от того, на базе какого врожденного рефлекса вырабатывается условная реакция. Образование условного рефлекса обычно проходит через стадию ориентировочной реакции.

По современным представлениям, ориентировочная реакция играет важную роль в осуществлении условного рефлекса. Эта роль состоит в том, что она поддерживает определенный уровень возбуждения в со-

ответствующих афферентных областях, связанных с замыканием условного рефлекса. Необходимый уровень возбудимости создается за счет тонизирующих влияний с подкорковых отделов (в том числе с ретикулярной формации ствола мозга), возбуждающихся при возникновении ориентировочной реакции (Мегун — Magoun, 1960; П. К. Анохин, 1958, и др.). Взаимоотношения между ориентировочной реакцией и условным рефлексом таковы, что по мере упрочения условного рефлекса ориентировочная реакция ослабляется или совсем угасает. Следовательно, для того, чтобы понять механизм образования условных рефлексов в онтогенезе и их роль в аналитической деятельности организма, необходимо выяснить закономерности формирования тесно связанной с ними ориентировочной реакции.

Г. М. Никитина (1954, 1956, 1957), подробно изучая развитие ориентировочной реакции у щенят с различных анализаторов, установила, что раньше всего ориентировочный рефлекс обнаруживается на запаховый и тактильный раздражители, а затем последовательно на звуковой и световой. Соматическим компонентам ориентировочной реакции, как правило предшествуют вегетативные компоненты, выражающиеся в изменении дыхания и сердечной деятельности (Е. Г. Новикова, 1957). Возникновение ориентировочной реакции связано также с соответствующими изменениями биоэлектрической активности мозга: в те сроки, когда впервые проявляется ориентировочный рефлекс, обнаруживается депрессия основного электрического ритма в ЭЭГ: у щенка на звук на 9—10-й день и на свет на 13—14-й день (Н. Н. Шилягина, 1958).

Сходные черты в развитии ориентировочного рефлекса в раннем онтогенезе отмечаются у обезьян, но у них по сравнению с собаками имеются и существенные отличия как в сроках появления, так и в характере его развития (Л. Г. Воронин, 1948; О. А. Крылов, 1959; Е. Г. Золенкова и Г. М. Никитина, 1959).

Разные сроки возникновения ориентировочного рефлекса на звук, свет, запах и механическое раздражение кожи и различное его внешнее выражение в онтогенезе свидетельствуют о неодновременном функциональном и морфологическом созревании соответствующих анализаторных систем. На раннем этапе постнатального онтогенеза ведущая роль в осуществлении контакта новорожденного животного с окружающей средой принадлежит филогенетически более старым анализаторам — обонятельному и кожному, а на более поздних этапах это ведущее значение переходит к слуховому и зрительному анализаторам.

Изучение ориентировочного рефлекса у развивающихся животных показывает, что различные его формы и стадии проявления свидетельствуют о последовательном функциональном и морфологическом созревании в онтогенезе определенных звеньев анализаторных систем. Наличие в первый период примитивной двигательной ориентировочной реакции, сопровождающейся в большинстве случаев замедлением дыхания и сердечной деятельности, а также диффузными, генерализованными изменениями в ЭЭГ, говорит, по-видимому, о том, что на этой стадии ориентировочный рефлекс осуществляется преимущественно за счет подкорковых отделов аналитической системы. Подобный тип реакции,

как известно, наблюдается и у бескорковых животных (Г. П. Зеленый, 1913; Н. Ф. Попов, 1953; Н. Ю. Беленков, 1957), а также при электрическом раздражении определенных пунктов подкорки (Н. И. Лагутина, 1955). На последующей стадии, когда двигательная реакция носит ориентировочно-исследовательский характер и сопровождается учащением дыхания и сердечной деятельности, в ее проявлении принимает участие кора больших полушарий.

Вопрос о становлении и развитии условных рефлексов у животных в онтогенезе берет свое начало в исследованиях на щенках, проведенных под руководством И. П. Павлова И. С. Цитовичем (1910) и продолженных позже Ф. П. Майоровым (1929) и другими авторами. Однако лишь за последние 15—20 лет был накоплен значительный материал, касающийся развития натуральных и искусственных условных рефлексов у различных видов животных¹.

В отношении образования условных рефлексов в онтогенезе можно считать установленной общую закономерность, что чем моложе животное, тем труднее образуется условный рефлекс и тем меньшей прочностью он обладает. Сроки выработки условных рефлексов на любой данный раздражитель в значительной степени зависят от того, на базе какого врожденного рефлекса они вырабатываются — пищевого или оборонительного, простого приспособительного акта или эффекторно-специализированного.

По-видимому, общим правилом является и то, что пищевые двигательные рефлексы у животных образуются в онтогенезе раньше оборонительных. У щенят пищевые двигательные условные рефлексы возникают значительно раньше с филогенетически более древних анализаторов (вкусового, обонятельного, кожного, вестибулярного), нежели с филогенетически более поздних анализаторов (слухового, зрительного). При этом самые первые условные рефлексы образуются на комплексное раздражение вкусового, обонятельного и кожного анализаторов. В противоположность этому оборонительные условные рефлексы образуются примерно в одни и те же сроки со всех анализаторов (Г. М. Никитина, 1954; А. А. Волохов, 1954; В. А. Трошихин, 1957; Г. А. Образцова, 1961б; А. А. Волохов и Г. М. Никитина, 1963). Однако, по данным некоторых авторов, со зрительного анализатора эти рефлексы вырабатываются несколько позднее, чем с других анализаторов.

Более раннее образование у развивающегося щенка условных пищевых рефлексов по сравнению с оборонительными биологически вполне оправдано. В первый период жизни животное находится в гнезде матери и его основные жизненные функции сводятся к приему пищи. Возникновение в этот период способности вырабатывать пищевые условные рефлексы обеспечивает ему более полное осуществление акта питания. Образование же оборонительных рефлексов приурочивается к тому времени, когда животное покидает гнездо и, следовательно, может встречаться с различными повреждающими агентами.

¹ См. по этому вопросу обзорную статью А. А. Волохова и Г. М. Никитиной в кн.: Проблемы физиологии и патологии высшей нервной деятельности. М., Медгиз, 1963, стр. 75—96.

На раздражения любой модальности обычно раньше в онтогенезе проявляется общедвигательная форма оборонительного условного рефлекса, а позднее специализированный рефлекс, например в виде отряхивательной реакции.

Таким образом, исследование условных реакций со слухового, зрительного, вестибулярного, кожного и обонятельного анализаторов в онтогенезе у кролика и собаки показывает, что, несмотря на различную морфофизиологическую зрелость этих анализаторов к моменту рождения, условные рефлексы защитного характера появляются примерно в одни и те же сроки — в среднем с 19—21-го дня у собаки и с 11—13-го дня у кролика. При этом обнаруживаются определенные различия в сроках упрочения условных рефлексов с различных анализаторов. Быстрее всего у кролика упрочиваются кожно-тактильные (10—12-й день) и слуховые (13—14-й день), позднее — зрительные (15—24-й день после рождения) условные рефлексы; те же отношения наблюдаются и у щенят.

Более раннее упрочение рефлексов, образуемых с кожного и слухового анализаторов, по сравнению со зрительным, согласуется как с морфологическими, так и биохимическими данными. Известно, что корковые элементы слуховых зон коры дифференцируются раньше, чем зрительные (С. А. Саркисов, 1929; Хант и Голдринж — Hunt, Goldring, 1951; Н. Г. Фельдман, 1955; Е. Г. Школьник-Яррос, 1959). Уровень активности ферментов окислительного обмена, свойственный взрослым, прежде всего достигается в двигательной и слуховой, позднее в зрительной зонах коры мозга кролика (З. Д. Пигарева, 1958; Флекснер — Flexner, 1951, 1952).

На сроках и характере образования условных рефлексов у животных в онтогенезе отчетливо сказывается влияние условий эмбрионального и постэмбрионального развития. У животных с длительным периодом пренатального развития и рождающихся зрелыми (например, морская свинка, коза) условные рефлексы пищевого и оборонительного значения образуются почти с момента рождения, в то время как у незрелорождающихся (кролик, собака) начало выработки рефлексов относится на несколько дней или недель после рождения.

Хотя факт первоначальной выработки условного рефлекса с того или иного анализатора и говорит о становлении его функции, но деятельность данного анализатора как аппарата, анализирующего раздражители внешней среды, выступает в полной мере при выработке дифференцировочного торможения.

Дифференцирование раздражителей наиболее быстро наступает в слуховом и кожном анализаторах и значительно позже — в зрительном. Во второй половине 2-го месяца жизни у щенят вырабатывается стереотип условных рефлексов на кожные, вестибулярные, запаховые, звуковые и световые раздражители, т. е. в это время животное способно воспринимать и анализировать сложные комплексные раздражители.

У щенят выработка дифференцировочного торможения по методике электрооборонительных условных рефлексов происходит медленнее, чем по пищевой. Возрастные различия в дифференцировках оказываются

более четко выраженными по сравнению с возрастными различиями в положительных рефлексах. Очевидно, выработка узколокализованного, концентрированного торможения при оборонительных рефлексах является более трудной задачей, чем выработка торможения общей двигательной реакции, особенно для щенят месячного возраста. На скорости и характере выработки дифференцировки, как и на образовании положительного условного рефлекса, отражаются типологические особенности животного (В. Д. Быков, 1958).

Сравнение данных о развитии анализаторной способности нервной системы у кроликов и щенят показывает, что у первых способность к дифференцированию возникает в более ранний период, но у вторых дифференцировочное торможение является более регулярным и осуществляется с большим количеством абсолютно правильных реакций (90—100%) (Г. А. Образцова, 1961б).

Развитие способности к дифференцированию раздражителей у других животных изучалось мало. Так, у белых крыс дифференцировка звуковых сигналов в раннем возрасте вырабатывается с трудом и постоянно нарушается; у развивающихся морских свинок дифференцирование звуковых раздражений также вырабатывается очень медленно и часто бывает только относительным; у котят дифференцировка звуков вырабатывается хотя и сравнительно поздно, но в определенном возрасте достигает значительно большей регулярности и прочности, чем у грызунов (Э. Ф. Панченкова, 1955, 1956). У детенышей обезьян дифференцировочное торможение не было предметом специальных исследований, но отдельные наблюдения (Н. А. Тих, 1949; О. А. Крылов, 1959) показывают, что уже в возрасте $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$ месяцев дифференцировка звуковых, световых и других раздражителей достигает большой легкости и точности.

Таким образом, имеются все основания считать, что с повышением уровня организации животного способность его нервной системы к аналитико-синтетической деятельности совершенствуется, и это обнаруживается на довольно ранних этапах постнатального онтогенеза.

РАЗВИТИЕ ФУНКЦИЙ АНАЛИЗАТОРОВ У ЧЕЛОВЕКА В ОНТОГЕНЕЗЕ

Морфофизиологическое развитие анализаторных систем человека начинается еще в период его пренатальной жизни. Периферические отделы кожного, двигательного и вестибулярного анализаторов проявляют свою функцию уже на ранних стадиях эмбриогенеза. Об этом свидетельствует возможность обнаружения у плодов человека защитно-оборонительных, пищевых (сосание, глотание), шейных тонических и лабиринтных рефлексов (Минковский, 1928; Хукер, 1952; Кармайл, 1946; Е. Л. Голубева, К. В. Шулейкина и И. И. Вайнштейн, 1959, и др.). Относительно функций вкусового и обонятельного анализаторов, периферические звенья которых в эмбриогенезе морфологически формируются рано, в литературе имеются противоречивые указания. Одни авторы считают, что плод в поздние сроки внутриутробного развития способен реагировать мимическими движениями на вкусовые и запахо-

вые вещества, другие же сходятся на том, что эта способность возникает только к моменту рождения (Пратт, Нельсон и Сан — Pratt, Nelson, Sun, 1930; Кармайл, 1960; Пейпер 1962). Что касается слухового и зрительного анализаторов, которые морфологически развиваются позже других, наличие их функциональных проявлений в период внутриутробной жизни плода подвергается сомнению, хотя некоторые исследователи допускают возможность реагирования в этот период слухового и зрительного приборов на сильные звуковые и световые раздражения (Петерсон и Рени — Peterson, Rainey, 1910; Пратт, Нельсон и Сан, 1930; Г. Форбс и Г. Форбс — H. Forbes and H. Forbes, 1927; Бернард и Зонтаг — Bernard, Sontag, 1947).

Но все же деятельность анализаторных систем в пренатальном периоде жизни человека выражена очень слабо. Если во внутриутробной жизни и создаются необходимые условия для адекватных раздражений рецепторных аппаратов, то это может относиться только к контактным анализаторам (кожному, кинестетическому, вкусовому и вестибулярному). Для рецепторных приборов этих анализаторов у интактного плода можно допустить возможность стимулирования их факторами окружающей среды и в связи с этим проявления рефлекторных реакций. В отношении же слухового и зрительного рецепторов такая возможность, по-видимому, исключается.

Установлено существование функциональной способности многих афферентных систем организма еще до того, как эти системы должны выполнять активную и важную роль в общей жизнедеятельности организма. Так, например, раздражением кожи можно вызвать у человеческого зародыша ответные двигательные реакции в возрасте $7\frac{1}{2}$ —8 недель. Однако только лишь с 14-недельного возраста удастся объективно зарегистрировать движения стетоскопом, а с 17 недель отметить их по показаниям матери. То, что в естественных условиях жизнедеятельности плода может быть зарегистрирована функциональная активность центральной нервной системы, показывает запись электроэнцефалограммы при условии помещения электрода на животе матери над головой плода (Линдсли — Lindsley, 1942).

Большое значение имеет констатация той или иной специфической реакции в определенном возрасте у плода. Но если раздражение не вызывает ответной реакции, то это еще не означает, что при других условиях и в другой период нет и не будет реакций.

Следовательно, имеют ли место в интактных условиях жизни плода афферентные раздражения и играют ли они существенную роль в морфофизиологическом созревании анализаторных систем, сказать окончательно трудно. Но несомненно, что морфологическое и функциональное созревание анализаторов начинается в пренатальном периоде, т. е. задолго до того, как они будут иметь важное значение в жизнедеятельности организма.

Многочисленные исследования физиологов и наблюдения врачей свидетельствуют о том, что после рождения у ребенка почти со всех рецепторов могут быть получены общие или местные двигательные реакции. Новорожденные младенцы реагируют на болевые, тактильные и температурные раздражения. Они отвечают движениями на

тригеминальные и ольфактивные запаховые раздражители; у них имеет место комплекс двигательных реакций на звуковые и световые стимулы. Однако вследствие неодинаковой морфологической зрелости рецепторов и проводящих афферентных путей, а также связанных с ними эффекторных нервных приборов, функциональные возможности отдельных анализаторов в период новорожденности являются неодинаковыми.

На ранних этапах постнатального развития большое значение в жизнедеятельности ребенка имеют филогенетически более старые анализаторы (кожный, вкусовой и обонятельный) и меньшее — филогенетически новые анализаторы (слуховой и зрительный). По мере же роста и развития ребенка роли этих двух групп анализаторов меняются.

В настоящее время, по-видимому, имеется достаточно оснований считать, что общие и местные рефлекторные реакции, вызываемые с различных анализаторов и показывающие уровень функциональной активности отдельных анализаторов у новорожденного ребенка, осуществляются в основном без участия высших отделов головного мозга. Эти отделы, в частности кора больших полушарий, включаются постепенно в течение первых недель и месяцев после рождения.

Давая эти общие характеристики деятельности анализаторов у новорожденных детей, мы опускаем здесь детальный разбор всех частных фактов, имеющих отношение к данному вопросу. Это оправдано тем, что большой фактический материал о функциональных возможностях анализаторов в ранний период у детей представлен в ряде обобщающих работ, опубликованных в последние годы (Кармайлл, 1946, 1960; Гезелл — Gesell, 1946; Хукер, 1952; А. И. Верхугина-Васютина, 1958; Пейпер, 1962).

В настоящем обзоре мы считали более важным уделить внимание характеристике развития специфической анализаторной функции, связанной с деятельностью корковых отделов анализаторов и выявляемой методом условных рефлексов. Этот раздел исследований не был систематизирован и критически рассмотрен в существующей литературе.

Наиболее объективным проявлением деятельности любого анализатора является образование реакций типа ориентировочной и условной (И. П. Павлов, 1927). При выработке условного рефлекса на определенный раздражитель создается возможность условнорефлекторного дифференцирования раздражителей, т. е. выделения из сложности окружающего мира частных, отдельных явлений. Способность к дифференцированию раздражителей у ребенка возникает на определенном этапе онтогенеза и зависит от морфофизиологического развития целостной анализаторной системы, включающей кору головного мозга, подкорковые афферентные образования и периферические рецепторные приборы.

Разработка учения об условных рефлексах у детей была начата в школе И. П. Павлова Н. И. Красногорским (1907), а затем продолжена А. Г. Ивановым-Смоленским (1935). Они впервые показали, что деятельность коры головного мозга ребенка подчиняется главным образом законам высшей нервной деятельности, открытым и обоснованным И. П. Павловым. В дальнейшем основные работы по изучению услов-

ных рефлексов ребенка были проведены В. М. Бехтеревым и Н. М. Щеловановым (1925), М. П. Денисовой и Н. Л. Фигуриным (1929), Н. И. Касаткиным (1948, 1951), Л. А. Орбели с сотрудниками (1955) и др. В последние годы учениками и последователями названных авторов были значительно расширены исследования высшей нервной деятельности ребенка, причем исследовались дети раннего, дошкольного и школьного возрастов (см. подробный обзор этих работ в статье Е. А. Широковой, 1958).

Развитие условнорефлекторной деятельности у человека в раннем онтогенезе имеет общие черты с таковыми у высших животных. Общая тенденция в развитии состоит в том, что у детей, как и у животных, раньше появляются пищевые условные рефлексы, а затем защитно-оборонительные. Самые ранние условные рефлексы у ребенка также возникают на комплекс условных раздражителей с тактильного, проприоцептивного и вестибулярного анализаторов.

У ребенка существует сходная с животными последовательность появления условных рефлексов с различных анализаторов: прежде возникают рефлексы с филогенетически более старых анализаторов (вестибулярного, кожного, двигательного), а позже с филогенетически новых анализаторов (слухового, зрительного).

Ранние условные рефлексы у детей являются неустойчивыми и слабо выраженными. Устойчивость и эффекторная выразительность их приобретает с возрастом. В процессе становления и развития условнорефлекторной деятельности ребенка выделяется несколько стадий или фаз: 1) стадия первичных (неспецифических) реакций (по нашему мнению, это ориентировочный рефлекс), 2) стадия торможения существующей активности; 3) стадия неустойчивого условного рефлекса; 4) стадия устойчивого условного рефлекса (Н. И. Касаткин, 1948). Длительность прохождения отдельных этапов развития рефлекса зависит от возраста ребенка при начале его выработки: чем моложе ребенок, тем более длительными являются все стадии развития рефлекса. В отношении упрочения условных рефлексов проявляются свои закономерности. При прочих равных условиях быстрее других упрочиваются вестибулярный и слуховой условные рефлексы; затем обонятельный и вкусовой и медленнее всего кожно-тактильный и зрительный.

Однако, наряду с общими закономерностями образования условных рефлексов, свойственными всем детям, уже в раннем возрасте обнаруживаются индивидуальные особенности условных реакций, зависящие от типа нервной системы (Н. И. Красногорский, 1953; А. Г. Иванов-Смоленский, 1953; А. П. Крючкова и И. М. Островская, 1957).

Индивидуальные особенности ребенка наиболее отчетливо выступают в тот период, когда кора головного мозга, помимо образования положительных условнорефлекторных связей, начинает осуществлять другую функцию, тесно связанную с первой, — функцию анализа внешних раздражений. В основе этой последней функции, как мы уже указывали, лежит выработка процессов коркового торможения, обеспечивающая дифференцирование внешних раздражителей.

Рассмотрев эти общие положения, обратимся к характеристике функций отдельных анализаторов человека в онтогенезе.

Кожный анализатор. Этот анализатор является одним из основных контактных анализаторов, он осуществляет восприятие, анализ и синтез внешних раздражителей (механических, термических, химических и др.), падающих на поверхность кожи и некоторых слизистых оболочек (ротовица, полость рта и носа). В системе кожного анализатора различают тактильный, болевой и температурный анализаторы, каждый из которых имеет свою историю филогенетического развития и обладает своими специфическими особенностями. Морфофизиологическое развитие кожного анализатора у человека начинается в ранний период эмбриогенеза и в основном заканчивается в течение 1—2-го года постнатальной жизни.

Кожно-тактильный анализатор. Периферический отдел этого анализатора представлен двумя системами рецепторов: нервными сплетениями вокруг волосяных луковиц и инкапсулированными нервными окончаниями — тельцами Мейснера, Меркеля и Фатера-Пачини. Раздражение тактильных рецепторов дает два вида ощущений — прикосновения и давления, которые надо рассматривать как различные степени ощущения одного и того же качества.

Морфологическое развитие тактильных рецепторов в онтогенезе изучалось рядом авторов (Беккер — Becker, 1922; 1954; Ялови — Jallowy, 1939; Н. И. Зазыбин, 1936; А. А. Отелин, 1961; Н. С. Сутулова, 1961 и др.). Установлено, что уже у 8-недельного зародыша в коже головы и туловища обнаруживаются нервные пучки, состоящие из безмякотных волокон. К концу 3-го — началу 4-го месяцев эмбриональной жизни появляются внутриэпителиальные нервные волокна и первые закладки инкапсулированных окончаний; к 6—8 месяцам внутриутробной жизни тельца Меркеля и Фатера-Пачини заканчивают свое развитие. Формирование нервных сплетений волосяных луковиц и осязательных телец Мейснера идет позже и заканчивается во втором полугодии первого года жизни. К моменту рождения рецепторы кожи достигают значительной степени зрелости, хотя и неравномерной по отдельным областям. Развитие рецепторов протекает в неразрывной связи с формированием центральных отделов анализатора (см. гл. VII).

Функциональная активность периферических отделов кожно-тактильного анализатора проявляется очень рано, опережая в этом отношении намного все другие анализаторы. По наблюдениям Хукера (1952), первая двигательная реакция в виде контрлатерального сгибания шеи на механическое раздражение верхней губы и крыльев носа у плода обнаруживается в возрасте 7½ недель; до 10-й недели рефлексогенная зона расширяется на всю область распространения 2 и 3-й ветвей тройничного нерва, при этом движения становятся более комплексными. Что касается структурной основы первых рефлексорных реакций, то, как правило, у плода к 7½ неделям в верхних шейных сегментах спинного мозга появляются волокна спинального корешка тройничного нерва, *fasciculus gracilis*, *fasciculus cuneatus* и *tractus solitarius*. По этим центральным афферентным путям передаются с периферии первые афферентные импульсации (Хемфри, 1952). Первым сенсорным центром служит система ядер тройничного нерва. В период с 7½ до 8 недель начинает функционировать каудальное ядро тройничного нерва, воспри-

нимающее импульсы с поверхности лица. К 14—18 неделям созревает ростральная группа ядер этого нерва, которая является коллектором проприоцептивных и тактильных афферентаций, идущих с кожи лица, конечностей и туловища. Центральным эфферентным звеном при этом служит система волокон заднего продольного пучка и медиального ретикуло-спинального тракта (Фицджеральд и Уиндл, 1937, 1942). Волокна этих систем достигают сегментов спинного мозга к 11 неделям. К первичным функционирующим моторным центрам относятся ядра отводящего, лицевого, вестибулярного нервов и некоторые группы спинальных мотоневронов. К 20—21-й неделе рефлекторные ответы на раздражение кожи носят комплексный характер, а к 24-й неделе у плода наблюдаются основные двигательные реакции, сходные с таковыми у новорожденного.

У новорожденного ребенка со всех участков кожи могут быть вызваны общие или местные двигательные реакции. Характеристика этих реакций дана еще в старых работах (Генцмер — Genzmer, 1873; Прейер, 1885; Э. П. Фурман, 1903; Н. П. Гундобин, 1906), а более подробно освещена в новых сводных публикациях (Н. Л. Фигурин, М. П. Денисова, 1949; А. И. Верхутина-Васютина, 1958; Пейпер, 1962). Все эти реакции, по-видимому, осуществляются за счет периферических и стволовых отделов анализатора, без участия высших его звеньев.

О работе кожно-тактильного анализатора как целостной системы, в которой участвует кора больших полушарий, может говорить факт образования условных рефлексов. Первые условные рефлексы у ребенка образуются на 10—12-й день на комплексный раздражитель, состоящий из проприоцептивных импульсов с мышц и сухожилий, импульсов с лабиринтов, а также тактильных раздражений. Какая доля участия в этом комплексе тактильных раздражений — сказать трудно. При одновременном исследовании кожно-тактильных и проприоцептивных условных рефлексов Н. И. Касаткиным (1948) было отмечено первое появление мигательного условного рефлекса с кожного анализатора на 21-й день жизни. Однако до середины 2-го месяца жизни рефлекс бывает неустойчивым, и только на 3-м месяце он приобретает известную прочность. Специальные исследования по выработке условных пищевых рефлексов на искусственные изолированные кожно-тактильные раздражения показывают, что условный рефлекс в этом случае образуется значительно позже — он появляется в возрасте 37—44 дней и упрочивается к 43—60-му дню (Н. И. Касаткин, 1948). Защитный, пальпебральный условный рефлекс на кожно-механическое раздражение вырабатывается еще позднее — к 46—56-му дню (М. П. Денисова и Н. Л. Фигурин, 1935). Следовательно, имеется несоответствие между очень ранним образованием с кожно-тактильного анализатора безусловных рефлексов и поздним, по сравнению с другими анализаторами, образованием условных реакций. Причина этого, по-видимому, заключается в том, что кортикализация кожно-тактильной анализаторной системы и установление корковых связей ее с субкортикальными структурами протекает в более отдаленные сроки после рождения.

Еще более трудным у ребенка раннего возраста является дифференцирование тактильных раздражений. По данным Н. И. Касаткина,

дифференцирование тактильных стимулов по месту их приложения при расположении раздражителей на значительном расстоянии друг от друга (грудь и нога) образуется только на 3-м месяце жизни. Медленное образование условных рефлексов и дифференцировок отмечается и с кожно-тактильного анализатора более старших детей (2—3 лет), особенно при оборонительном подкреплении условных раздражителей. При речевом подкреплении дифференцировка тактильных раздражений в этом возрасте вырабатывается и упрочивается значительно лучше и быстрее (на 4—50 применений дифференцированного раздражителя) (В. С. Кузнецова, 1952). Таким образом, по срокам образования условных рефлексов и анализу условных раздражителей кожно-тактильный анализатор достигает полного функционального развития на сравнительно поздних этапах онтогенеза.

Кожно-температурный анализатор. Для восприятия температурных раздражений в коже существуют два вида специализированных инкапсулированных нервных окончаний: для холода — так называемые колбы Краузе и для тепла — сосочковые кисти Руффини. Новейшие электрофизиологические исследования с убедительностью показывают специфичность рецепторного аппарата для каждого вида температурной чувствительности (Додт и Цоттерман — Dodt, Zotterman, 1952). К моменту рождения эти аппараты оказываются зрелыми, о чем говорит способность новорожденного ребенка реагировать на изменения температуры окружающей среды. На холодовые и тепловые раздражения ребенок отвечает двигательными реакциями общего или местного характера, причем на холод сильнее, чем на тепло (Пратт, Нельсон и Сан, 1930; Пейпер, 1962). Исследование функций кожно-температурного анализатора как целостной системы методом условных рефлексов на детях не проводилось. Поэтому судить о развитии аналитико-синтетической деятельности этого анализатора в онтогенезе пока не представляется возможным.

Болевой анализатор. Рецепторами, воспринимающими ноцицептивные раздражения, являются нервные сплетения и неинкапсулированные нервные окончания, расположенные между клетками кожи. Морфологическое развитие их происходит еще во внутриутробном периоде. Функциональная активность этих рецепторов к резким механическим, термическим, электрическим и другим разрушающим стимулам обнаруживается у нормально доношенных и даже недоношенных детей в первые дни после рождения. Наибольшей возбудимостью к болевым раздражениям отличаются рецепторы лица. С возрастом чувствительность к болевым раздражениям повышается, хотя возбудимость болевых рецепторных приборов к электрическому току остается у детей долгое время пониженной. Общие и местные реакции кожи на ноцицептивные раздражения у новорожденных и более взрослых детей описаны в монографии Пейпера (1962). Однако ввиду малой изученности данного вопроса до настоящего времени не создается ясного представления о становлении и развитии функции болевого анализатора в онтогенезе. Очевидно, причиной этому являются осложняющие обстоятельства при исследовании, связанные с применением болевых раздражений у ребенка. Совершенно не изученным является развитие функции и струк-

туры подкорковых и корковых образований болевого анализатора, в частности образование условных рефлексов на болевые раздражения. Этому вопросу посвящена единственная работа Н. И. Касаткина (1948) с выработкой условных пищевых рефлексов на болевые (электрические) раздражения кожи у детей грудного возраста. Автору, при использовании в качестве условного раздражителя электрического тока малого напряжения, удалось выработать условный сосательный рефлекс у детей в возрасте от 30 до 60 дней. Более трудным оказалось образование у детей защитного, пальцебравого условного рефлекса на электрокожное раздражение. Выработанные условные рефлексы на болевые раздражения отличались большим непостоянством. Возникает сомнение, являлись ли в этих исследованиях электрические раздражения действительно болевыми стимулами.

Двигательный (проприоцептивный) анализатор. Двигательный анализатор является одним из наиболее древних в системе анализаторов человека. Однако в процессе эволюции он не остался примитивным, а претерпел сложное и прогрессивное развитие. С функцией двигательного анализатора тесно связана трудовая деятельность человека. Развитию и усложнению функции двигательного анализатора обязано также возникновение речи как средства общения между людьми. Очевидно, отражением этой истории развития двигательного анализатора является длительный период формирования его структуры и функции в онтогенезе — он почти первым включается в функцию и последним завершает свое развитие. Подробное описание особенностей развития структуры различных звеньев двигательного анализатора дано в гл. VIII.

Функциональная активность проприоцептивного анализатора появляется впервые у плода в возрасте 3—5 месяцев в виде сухожильных рефлексов и рефлексов растяжения (Болафио и Артом — Bolafio, Artom, 1924; Минковский, 1928). Имеются основания считать, что так называемые генерализованные реакции плода в значительной степени состоят из реакций на проприоцептивные раздражения. На животных было экспериментально доказано, что генерализованные тонические движения у плодов кролика и морской свинки являются не чем иным, как обобщенным экстеро-проприоцептивным рефлексом (А. А. Волохов, 1951). В последние периоды развития человеческого плода повышенная активность, очевидно, умеряется благодаря тормозным влияниям с высших отделов центральной нервной системы. Деятельность проприоцепторов во внутриутробном периоде и особенно после рождения тесно координируется с функцией вестибулярных рецепторов, которые вместе обеспечивают ранние рефлексы положения тела и рефлексы на прогрессивные движения (рефлекс Моро, лифтный рефлекс и др.).

Работа двигательного анализатора как целостной системы возникает только в период после рождения, когда достигают определенной степени зрелости его корковые отделы. Проявлением этой целостной деятельности является образование проприоцептивного условного рефлекса.

Образование проприоцептивного условного рефлекса впервые было исследовано Н. И. Касаткиным (1935) на детях в возрасте начиная от

7 до 27 дней. Условным проприоцептивным раздражителем при этом служило пассивное движение — разгибание левой ноги в коленном суставе. Условный рефлекс вырабатывался в одном случае на пищевом подкреплении (сосательный рефлекс); а в другом — на оборонительном (мигательный рефлекс). Автор показал, что условные рефлексy на проприоцептивные раздражения возникают на 3—4-й неделе жизни. В первое время эти рефлексy отличаются крайней непрочностью и приобретают относительное постоянство лишь на 3—4-м месяце.

Подробное исследование особенностей развития двигательного анализатора ребенка методом условных рефлексy было проведено И. А. Вахрамеевой (1960). Исходным в работе было представление павловской школы (Ю. М. Конорский и С. М. Миллер, 1936; Г. В. Скинн, 1957, и др.) о кинестетических клетках коры двигательного анализатора, имеющих постоянную связь с двигательными клетками пирамидного пути, что обуславливает возможность превращения пассивных движений в активные при выработке так называемых произвольных движений. Автор исследовала сроки выработки условных рефлексy типа произвольных движений и степень анализирующих возможностей по отношению к двигательной деятельности у детей первых месяцев жизни. Условным раздражителем при этих исследованиях было сгибание предплечья, измеряемое углом сгибания. Для образования условного двигательного рефлексy типа произвольных движений пассивное сгибание руки в локтевом суставе сочеталось с дуновением воздуха в глаз (мигательный рефлекс); при возникновении активного движения дуновение прекращалось. Момент выработки условного рефлексy при этом мог говорить об установлении связи между кинестетическими и двигательными клетками коры, т. е. о зрелости всей системы двигательного анализатора.

И. А. Вахрамеевой установлено, что условные рефлексy этого типа у детей вырабатываются в возрасте 1½—2 месяцев. При этом процесс формирования двигательного рефлексy проходит четыре последовательные стадии: 1) ослабление сопротивления пассивному движению; 2) появление отдельных незначительных (40—80°) сгибательных движений; 3) возникновение значительных по амплитуде (150—180°) движений с вовлечением в двигательную деятельность индифферентной руки — стадия генерализации; 4) стадия изолированной деятельности рабочей руки. Все четыре стадии развития двигательного рефлексy отчетливо проявляются у детей только с 4 месяцев. Способность к тонкому анализу проприоцептивных раздражений развивается у детей начиная с 2—3 месяцев, а с 4 месяцев они довольно тонко, с точностью до 20° анализируют проприоцептивные раздражения. При выработке условных двигательных рефлексy правой и левой руки обнаруживается, что способность к изолированной деятельности одной руки присуща лишь детям старшего возраста (8 месяцев).

У более старших детей деятельность двигательного анализатора значительно совершенствуется. По данным Н. В. Сухановой (1954), у детей дошкольного возраста (от 4 до 7 лет) положительные условные рефлексy на кинестетические раздражения (пассивное отведение руки на 10°) вырабатывались по методике А. Г. Иванова-Смоленского срав-

нительно быстро, после 3—4 сочетаний. Дифференцирование кинестетических сигналов (пассивное отведение руки на $11-40^\circ$) лучше происходило у более старших детей — у большинства детей 7 лет предельной дифференцировкой была относительная разница углов в 1° , а у детей 4 лет — лишь в 7° . К такому же заключению о возрастании тонкости дифференцировок проприоцептивных раздражителей с возрастом пришли Н. И. Козин (1940) и И. К. Самойлова (1952) на основании исследования их методом условных рефлексов у детей в возрасте от 6 до 12 лет.

Развитие и совершенствование функции двигательного анализатора идет и в последующие годы, вплоть до 18—20 лет. Об этом говорят экспериментальные исследования по точности воспроизведения заданных пассивных движений и точности оценки пространственных двигательных актов при различных рабочих движениях и спортивных упражнениях (К. Х. Кекчеев и Т. И. Белова, 1936; В. С. Фарфель и А. И. Васютина, 1954; А. И. Васютина, 1955; В. Г. Куневич, 1952, и др.).

Однако в целом возрастные изменения функции двигательного анализатора являются мало изученными, особенно в отношении его способности дифференцирования различных сложных двигательных актов, связанных с трудовыми движениями и речедвигательной деятельностью.

Вестибулярный анализатор. Вестибулярный анализатор является высоко специализированным проприоцептивным анализатором, обеспечивающим анализ положения и перемещения тела в пространстве. Вестибулярный анализатор является одним из филогенетически старых анализаторов, что находит свое отражение в том, что в процессе онтогенеза он формируется раньше других анализаторных систем. Периферический отдел вестибулярного анализатора, состоящий из наиболее филогенетически древней части — мешочков преддверия лабиринта (*sacculus* и *utricle*) и филогенетически более молодой части — полукружных каналов (*canales semicirculares*), представляет собой сложно устроенный рецепторный прибор, являющийся комплексом окончаний волокон вестибулярной ветви слухового нерва. Периферический конец вестибулярного анализатора почти полностью формируется в период внутриутробной жизни. Уже на 7-й неделе развития плода начинается дифференцировка нейроэпителиальных и поддерживающих клеток ампулы, а на 12-й неделе к ним подходят нервные волокна. На 14-й неделе, ко времени появления первых движений плода, начинается миелинизация нервных волокон. У 20-недельных плодов миелинизируются волокна центральных отростков вестибулярных узлов, по которым импульсы поступают к ядрам вестибулярного нерва в продолговатом мозгу. Через 1—2 недели миелинизируются волокна вестибуло-спинального тракта, проводящие импульсы от нервных клеток вестибулярных ядер к моторным клеткам передних рогов спинного мозга. Примерно к этому же сроку устанавливаются связи вестибулярных ядер с ядрами глазодвигательного нерва (Флексиг — Flehsig, 1927; А. Я. Галебский, 1926; Пэттен — Patten, 1959; Е. Г. Балашева, 1960, и др.). Таким образом, задолго до рождения морфологически формируются все звенья дуги вестибулярного рефлекса. Что касается коркового конца вестибулярного анализатора, то его развитие в онтогенезе не изучено.

Начало функционирования вестибулярных рецепторов относится к первой половине внутриутробного периода развития. Минковский (1921), пользуясь методикой Магнуса, отметил первое появление лабиринтного рефлекса в форме изменения положения конечностей у плодов в возрасте от 2 до 5 месяцев. Реакция вестибулярного аппарата в виде нистагмоидных движений отмечается у плодов и глубоко недоношенных детей. Так, медленный компонент вращательного нистагма отмечается у 7-месячного плода, у более взрослого недоношенного ребенка уже наблюдается быстрая фаза нистагма. У этих детей первым появляется вертикальный нистагм глаз, затем горизонтальный и последним ротаторный (Бартельс — Bartels, 1910; Б. Н. Косовский и Н. И. Касаткин, 1935 и др.). У новорожденных доношенных детей часто обнаруживается нистагматическая реакция с превалированием медленной фазы нистагма (Александр — Alexander, 1911; А. Я. Галевский 1926). По наблюдениям Шалтенбранта (Shaltenbrandt, 1925), установочный лабиринтный рефлекс головы появляется у детей на 7-й неделе постнатальной жизни, а в возрасте 6—8 месяцев он наблюдается у 50% всех исследованных детей. В возрасте 6 месяцев у всех детей наблюдается лифтная реакция. С дальнейшим ростом и развитием ребенка все установочные рефлексy совершенствуются, и к 3 годам жизни в основном завершается их развитие.

О более раннем созревании вестибулярной анализаторной системы, по сравнению с другими системами, свидетельствуют сроки образования вестибулярных условных рефлексов. Положительный условный рефлекс на вестибулярное раздражение (качание вниз — вверх) образуется в возрасте 12—16 дней после рождения, а на втором месяце жизни дети способны дифференцировать вестибулярные раздражения — качания в различных направлениях (Ц. П. Неманова, 1935). По данным Н. И. Касаткина, условные рефлексy на раздражение полукружных каналов у детей вырабатываются одними из самых первых. Дифференцирование условных раздражителей вестибулярного защитного или пищевого рефлексов также отмечается наиболее рано — в конце 2-го месяца жизни ребенка. У детей во второй половине 2-го месяца и на 3-м месяце можно наблюдать дифференцирование раздражителей одной пары полукружных каналов от другой пары. Это свидетельствует о том, что анализаторная функция вестибулярного аппарата проявляется на втором месяце жизни, характеризуя раннее развитие кортикальной деятельности.

Вкусовой анализатор. Вкусовой или химический анализатор ротовой полости является важнейшим контактным анализатором. Устанавливаемая через вкусовые пищевые вещества связь организма со средой имеет огромное значение в приспособительной деятельности животного и человека. Периферический конец вкусового анализатора представлен рецепторами (вкусовыми почками) в слизистой оболочке рта. Вкусовые почки у плода начинают развиваться на 3-м месяце внутриутробной жизни. Рецепторы, воспринимающие вкусовые раздражения, на ранних стадиях эмбрионального развития охватывают более широкую область слизистой ротовой полости, чем на более поздних этапах развития плода и у грудного ребенка (Паркер — Parker, 1922; Скрамлик —

Skramlik, 1926). Некоторые авторы усматривают в этом обратном развитии вкусовых рецепторов повторение филогенетического развития (Кизов — Kiesow, 1904). К моменту рождения рецепторные приборы оказываются почти полностью сформированными, но в детском возрасте они претерпевают некоторые преобразования в смысле размещения их на поверхности языка. Предполагают, что корковые отделы вкусового анализатора расположены в оперкулярной области над сильвиевой бороздой, примерно там же, где находятся сенсорные и двигательные центры языка, жевательной мускулатуры и глотания, а также в лимбической области. Однако развитие в онтогенезе коркового конца вкусового анализатора изучено мало.

Вкусовые рецепторы начинают функционировать сразу после рождения. Новорожденные дети различают сладкое, горькое, кислое, соленое, при этом вещества сладкого вкуса вызывают обычно сосательные движения, а на горькое, кислое и соленое наблюдается сморщивание лица, закрывание глаз, открывание или судорожное сморщивание рта, выпячивание губ и языка и т. д. (Пратт, Нельсон и Сен, 1930; Кармайкл, 1946; Пейпер, 1962). Судя по изменениям движения рта и мимики у новорожденных детей скоро появляется способность к тонкому различению вкусовых веществ, особенно содержащих сладкое.

Е. С. Кулаковская (1929) у недоношенных и доношенных детей установила пороговые концентрации ряда вкусовых веществ, на которые отмечалась двигательная реакция. Оказалось, что пороговые концентрации растворов хинина, лимонной кислоты и сахара для доношенных и особенно недоношенных детей были значительно выше, чем для взрослых. Так, например, некоторые новорожденные дети начинали реагировать на 0,01%-ный раствор хинина, на 0,02%-ный раствор лимонной кислоты и на 1%-ный раствор сахара; соответственно пороги этих веществ для взрослого были 0,004, 0,01 и 0,25%.

В связи с тем, что для установления пороговых концентраций различных вкусовых веществ (помимо сладких) и различения их друг от друга методы регистрации сосательных мимических и общих движений оказываются мало пригодными, исследователи, естественно, должны были обратиться к методу условных рефлексов, который позволяет объективно оценивать деятельность вкусового анализатора по отношению ко всем вкусовым веществам.

Изучение вкусовых условных рефлексов в онтогенезе проводилось несколькими авторами. Так, Ц. П. Неманова (1941), исследуя образование условных мигательных рефлексов на сладкую, кислую и обыкновенную воду у детей в возрасте от 8 дней до 2 месяцев 15 дней, показала, что условный рефлекс на вкусовые раздражения вырабатывается к началу второго месяца жизни ребенка. Дифференцирование вкусовых раздражителей, по данным Ц. П. Немановой, возникает во второй половине 2-го месяца жизни. Анализ вкусовых раздражений в этом возрасте возможен в следующих пределах: некоторые дети могут дифференцировать от обыкновенной воды 1—2%-ный раствор сахара, 0,3%-ный раствор соли и раствор, состоящий из 20 капель лимонного сока и 100 мл обыкновенной воды. Н. И. Касаткин (1951), вырабатывая условный мигательный вкусовой рефлекс на обыкновенную и сладкую

воду на детях первых трех недель жизни, пришел к заключению, что образование слабо выраженного вкусового условного рефлекса возможно в конце первого месяца жизни, а в начале 2-го месяца условный рефлекс проявляется в яркой форме. По мнению автора, элементарная вкусовая дифференцировка обнаруживается у ребенка уже во второй половине 2-го месяца жизни. В этом возрасте младенец различает 5%-ный раствор сахара от простой воды. Во второй половине 3-го месяца ребенок дифференцирует 2%-ный раствор сахара от простой воды и от 1%-ного раствора сахара, 0,6%-ный раствор поваренной соли от простой воды и 16 капель лимонного сока, разведенного в 100 мл воды, от 20 капель лимонного сока, разведенного в том же количестве воды. Эти данные говорят о значительной тонкости дифференцировок у ребенка уже на 3-м месяце жизни.

В нашей лаборатории В. А. Осепян (1958), изучая развитие функции вкусового анализатора у детей от 1 месяца 12 дней до 1 года методом условных мигательных рефлексов, пришла к выводу, что вкусовые условные рефлексы на воду, 0,4%-ный раствор поваренной соли, 0,25%-ный раствор аскорбиновой кислоты и 5%-ный раствор сахара вырабатываются в возрасте около 1½ месяцев. При этом, чем старше ребенок (в пределах трех месяцев жизни), тем меньше сочетаний требуется для того, чтобы выработался условный рефлекс. У детей в возрасте 3—5 и 8—9 месяцев условный рефлекс образуется с одинаковой скоростью — в 1—3-м исследованиях, после 2—21 сочетаний. При одновременной выработке условного рефлекса на вкусовое и звуковое раздражения быстрее вырабатывается рефлекс с вкусового анализатора, нежели со слухового.

По данным В. А. Осепян, у детей 3-х месячного возраста имеет место дифференцирование воды как условного раздражителя от растворов сахара, поваренной соли и аскорбиновой кислоты. Пороговые концентрации дифференцируемых растворов от воды составляют для сахара — 1,08%, аскорбиновой кислоты — 0,1—0,08%, поваренной соли — 0,2—0,1%. Разницы в тонкости дифференцировок (в абсолютных пороговых величинах) у детей в возрасте 3—4 и 8—9 месяцев не обнаруживается, но имеется разница у детей этих групп по скорости образования дифференцировок. При выработке более тонких дифференцировок на растворы с постепенно убывающей концентрацией наблюдается генерализация тормозного процесса. С возрастом генерализация уменьшается и соответственно нарастает концентрация процесса торможения. Выработка дифференцировок на все растворы требует большего числа (25—27) предъявлений дифференцируемого раствора у младших (3—4 месяцев) и меньшего числа (5—14) у старших (9 месяцев) детей. Таким образом, с возрастом анализаторная функция вкусового аппарата повышается, что прослеживается до 6 лет и дальше (П. П. Лазарев, 1928).

Обонятельный или химический носовой анализатор является филогенетически древним анализатором, предназначенным для анализа запаховых раздражений. Периферический его отдел представлен специальными рецепторами, воспринимающими различные химические вещества, находящиеся в газо- или парообразном состоянии.

Рецепторы, реагирующие на запаховые вещества, принадлежат к окончаниям двух черепномозговых нервов — обонятельному (n. olfactorius) и тройничному (n. trigeminus). Поэтому вещества, действующие на рецепторы обонятельного нерва, называются ольфактивными, а действующие на окончания тройничного нерва, — тригеминальными.

Развитие периферического отдела обонятельного анализатора происходит во внутриутробной жизни. По данным Я. А. Винникова и Л. К. Титовой (1957), обонятельная выстилка слизистой оболочки носа закладывается во втором месяце эмбриональной жизни. У зародыша около 9 недель (размером 4 см) видно разделение клеток на опорные и обонятельные; в течение последующих 7—8 недель происходит увеличение числа клеток и дальнейшая дифференциация их. В конце 2-го месяца волокна тройничного нерва проникают к обонятельной выстилке слизистой, а около 10—11 недель (размер плода 5,5—6,5 см) формируются обонятельные луковицы и к ним подходят волокна обонятельного нерва; одновременно наблюдается процесс дифференцировки митральных клеток обонятельных луковиц. Однако в течение 16-й и 28-й недель (размеры плода 16—29 см) площадь обонятельной выстилки слизистой суживается, уменьшается количество рецепторных клеток в обонятельных клубочках, снижается также число митральных клеток в обонятельных луковицах. Это относительное уменьшение обонятельной выстилки слизистой и разрежение обонятельных клеточных элементов отражает регрессивное развитие обонятельного аппарата, которое наблюдается у человека. У зародыша 7 месяцев (размер 29 см) в обонятельной выстилке слизистой хорошо дифференцированы обонятельные клетки и их периферические и центральные отростки. Последние образуют тонкие стволики обонятельного нерва, которые в виде *fila olfactoria* прободают образования решетчатой кости и подходят к обонятельным луковицам, вступая в контакт с дендритами митральных клеток (Я. А. Винников и Л. К. Титова, 1957).

Таким образом, к 7—8 месяцам внутриутробной жизни периферические отделы обонятельного анализатора, достигая значительной структурной зрелости, оказываются подготовленными для своей функции. Это подтверждается тем, что недоношенные на 1—2 месяца дети реагируют на запаховые раздражители.

Функция обонятельных рецепторов у ребенка проявляется в первые часы после рождения. На тригеминальные и ольфактивные запаховые раздражители реагируют и недоношенные дети. Первые реакции недоношенных и доношенных детей на различные запахи выражаются в безусловных рефлексах изменения мимики, общих движений, дыхания, пульса и т. д. Более сильные раздражители, особенно тригеминальные, вызывают сильные и постоянные защитные реакции, но при этом отмечается быстрое притупление обоняния, наступающее вследствие адаптации или утомления рецепторов.

Не упоминая о старых данных по исследованию у детей безусловных рефлексов с обонятельного прибора (Генцмер — Genzmer, 1873; Канестрини — Canestrini, 1913, и др.), остановимся на фактах, полученных в этом направлении в более поздние годы. Так, Е. С. Кулаковская (1929), изучая влияние запаховых раздражителей у недоношенных

и доношенных новорожденных детей в возрасте от 1 ч до 5 суток после рождения, установила, что 38% недоношенных и 79% доношенных детей реагируют на тригеминальные запаховые вещества (асафетида) начиная с концентрации 0,002%; такого же характера реакции наблюдаются и при действии ольфактивных веществ (фруктовой эссенции и эвкалиптового масла). Автор приходит к заключению о слабой дифференциации запаховых раздражителей у недоношенных и нормально рожденных детей.

Пратт, Нельсон и Сан (1930) при исследовании влияния тригеминальных и ольфактивных веществ на спящих младенцев 10 дней жизни установили, что общие двигательные реакции наблюдаются на запах аммиака у 59% детей, на уксусную кислоту — у 32%, на валерьяну — у 5%, на гвоздичное масло — у 4% и на чистый воздух (контроль) — у 1% детей. Следовательно, по наблюдениям этих авторов, более эффективными являются тригеминальные вещества.

По мнению Н. И. Касаткина (1951), новорожденные дети на запахи тригеминального или смешанного характера реагируют очень отчетливо, а на чисто ольфактивные запахи возникают более слабые и менее постоянные реакции.

Р. И. Поликаниной (1961) при исследовании безусловных защитных реакций на запах у недоношенных детей отмечено, что сроки появления и характер реакции у них зависят от степени недоношенности. У детей, не доношенных на 1—1½ месяца, активная форма защитно-оборонительной реакции проявляется на второй неделе жизни, а у детей, не доношенных на 2½—3 месяца, — на третьем месяце жизни, но в обоих случаях реакция на запаховые вещества обнаруживается у недоношенных детей раньше срока нормального рождения.

Однако последовательность в становлении и развитии функции обонятельного анализатора как целостной системы лучше всего прослеживается при изучении сроков появления и характера условных рефлексов и дифференцировок к ним на обонятельные раздражения.

Ц. П. Немановой (1939) впервые было показано, что у детей, с первых недель включенных в исследование, условные защитные рефлексы на запах одеколона, горького миндаля, камфары и скипидара вырабатываются в первой половине 2-го месяца жизни. При этом, чем более старшего возраста начинается выработка рефлекса, тем он быстрее образуется и упрочивается. Существенной разницы в сроках того, что на горький миндаль рефлекс образуется несколько позднее.

В наблюдениях Н. И. Касаткина (1948) было отмечено, что на тригеминальный раздражитель (аммиак) условный мигательный рефлекс образуется на 4-й неделе, а на ольфактивный (запах масла кошачьего) — значительно позднее. Если начинать выработку условного защитного рефлекса на втором и позже месяце, то условный рефлекс образуется очень быстро — после нескольких применений условного раздражителя с подкреплением. В этом случае к 3-му месяцу рефлекс становится постоянным, хотя это постоянство зависит от индивидуальных особенностей ребенка и его состояния в период исследования. Обонятельный пищевой условный рефлекс на запах аммиака в виде

четких сосательных движений, по Н. И. Касаткину, образуется на 20—25-й день жизни и становится прочным к 30—33-му дню жизни.

Из приведенных данных может быть сделан общий вывод, что условные рефлексы на тригеминальные запаховые вещества образуются у детей в конце 1-го месяца, а на ольфактивные — на 2-м месяце жизни.

Дифференцирование запаховых раздражителей у ребенка возникает в более поздние сроки. По данным Ц. П. Немановой, дифференцировки на применяемые ею раздражители (одеколона от скипидара; миндаля от одеколона, скипидара, ванилина, валерьяны и бергамотового масла; скипидара от миндаля; камфары от одеколона) у детей вырабатываются в возрасте около 2-х месяцев, но чаще на 3-м месяце. Тонкие дифференцировки (одного одеколона от другого; камфары от скипидара) у них не вырабатываются. Н. И. Касаткин (1951), изучая процесс образования дифференцировок на условные запаховые раздражители (тригеминальные и ольфактивные) у детей с 40-дневного возраста, приходит к заключению, что на 2-м месяце ребенок отличает два ольфактивных запаха, а в возрасте 2½ месяцев он способен отличить запах как условный раздражитель от 6 других запаховых раздражителей. Однако дифференцирование в этом возрасте является еще неустойчивым. Постоянное дифференцирование нескольких запахов осуществляется только на 4-м месяце после рождения.

В ходе дальнейшего роста и развития ребенка анализаторная деятельность обонятельного прибора совершенствуется, о чем, в частности, говорят исследования Н. И. Красногорского (1939), который методом условных рефлексов показал, что с 7—8 месяцев дети хорошо дифференцируют даже слабые запахи. Однако совершенствование функции обонятельного анализатора продолжается еще несколько лет, вплоть до школьного возраста. По данным А. Н. Циммерман (1955), обонятельный анализатор у детей дошкольного возраста достигает почти полной функциональной зрелости, хотя условные двигательные рефлексы на ольфактивные вещества (анисовое масло и др.) образуются медленнее, чем на звуковые и световые раздражители. Автор объясняет это различие в скорости образования рефлексов тем, что у детей дошкольного возраста связь обонятельного анализатора с механизмами двигательных актов менее биологически оправдана по сравнению со связями механизмов двигательных актов с другими анализаторами — зрительным и слуховым.

Оценивая совокупность полученных к настоящему времени данных по онтогенетическому развитию обонятельного анализатора человека, следует признать их неполноту и необходимость дальнейших исследований.

Слуховой анализатор. Слуховой анализатор человека является важнейшим по своему значению дистантным анализатором. С его деятельностью связано не только осуществление многообразных безусловных и условных связей организма с внешней средой, но и проявление функций второй сигнальной системы, системы речи. Периферический отдел слухового анализатора представлен сложно устроенным прибором, в котором рецепторной частью является кортиева орган, соединенный через слуховой нерв с проводящими путями с центральной нервной

системой. Онтогенетическое развитие периферических отделов этого анализатора изучено недостаточно. Известно лишь, что выделение спирального органа (улитки) происходит на 12-й неделе внутриутробного развития; миелинизация волокон улиткового нерва в основном завитке улитки начинается на 20-й неделе, а в среднем и верхнем завитках значительно позднее (Е. Г. Балашова, 1960). В противоположность этому развитие структур корковых и подкорковых звеньев слухового анализатора изучалось многими авторами (Г. И. Поляков, 1937; С. М. Блинков, 1949; В. А. Абовян, И. И. Глезер и Т. М. Мохова, 1961, и др.).

Многочисленные физиологические данные говорят о том, что слуховые рецепторы начинают функционировать сразу после рождения. Реакция на звук наблюдаются даже у недоношенных детей (Н. И. Касаткин, 1948; Р. И. Поликанина и Л. Е. Пробатова, 1955 а, б; А. В. Войно-Ясенецкий и М. С. Мелик-Парсаданян, 1955, Н. А. Итина, В. В. Макарова и Д. В. Малаховская, 1955; А. И. Бронштейн и сотрудники, 1958; Пейпер, 1962, и др.).

Реакции на звуковые раздражения недоношенных и нормальнорожденных детей многообразны. Они выражаются в закрывании глаз, мимических движениях, открывании рта, выпячивании губ, общем вздрагивании, урежении дыхания и пульса, а иногда прекращении общих движений, задержке сосательных движений и полном успокоении. Весь этот комплекс двигательных реакций можно характеризовать как проявление различных форм защитных и ориентировочных рефлексов.

Систематические исследования, проведенные в нашей лаборатории Р. И. Поликаниной и Л. Е. Пробатовой (1955 а), показали, что у глубоко недоношенных детей (на 3—3½ месяца), начиная со второго месяца жизни, появляются ответные реакции на звук, носящие разлитой диффузный характер и проявляющиеся в остановке дыхания, общем торможении всех движений или, напротив, в появлении общего беспокойства, в возникновении мимических и нистагмических движений. Но по мере развития ребенка эта примитивная форма ориентировочного рефлекса исчезает и к середине 3-го месяца заменяется реакцией на звук в виде поворота глаз и головы по направлению к источнику звука, т. е. характерной ориентировочной реакцией. У детей, не доношенных на 2—2½ месяца, исчезновение диффузной реакции на звук и появление типичного ориентировочного рефлекса в форме поворота головы к источнику звукового раздражения наступает к 1½—2-месячному возрасту и, наконец, у детей, не доношенных на 1 месяц, реакция на звук уже в первый месяц после рождения может носить характер типичного ориентировочного рефлекса. Угасание ориентировочной реакции происходит также соответственно степени недоношенности — у глубоко недоношенных она не угасает до 2½—3 месяцев, а у мало недоношенных угасает в конце первого месяца. Следовательно, у недоношенных детей на определенной стадии развития с помощью ориентировочного рефлекса осуществляется примитивный анализ звуковых раздражений. Примитивная реакция на звук на ранних этапах по своему механизму представляет рефлекс, осуществляющийся на уровне подкорковых образований, а появление типичной ориентировочной реакции уже связано с включением в деятельность корковых отделов анализатора.

Говоря о механизме ориентировочной реакции на звук, следует иметь в виду данные ряда авторов (Н. И. Касаткин и сотр., 1953; Е. Н. Дегтярь, 1960, и др.) о том, что у новорожденного ребенка нет установочной реакции на звук (она появляется только на 3-м месяце), а имеется выраженная реакция поворота головы и глаз в сторону источника светового раздражения. По мнению этих авторов, ориентировочная двигательная реакция на звуковые раздражители у новорожденного ребенка вырабатывается при совпадении этих раздражителей со световыми, иначе говоря, она является условнорефлекторной. Однако этому противоречат многие другие наблюдения, полученные на недоношенных и доношенных детях, а также тот факт, что условные рефлексы на звук на базе безусловной зрительной реакции вырабатываются только в возрасте 2½ месяцев жизни (Н. И. Касаткин, Н. С. Мирзоянц и А. П. Хохитва, 1953).

А. И. Бронштейн и Е. П. Петрова (1952) провели у новорожденных доношенных детей анализ звуковых раздражений по проявлению одного из компонентов ориентировочной реакции. В их наблюдениях звуковой раздражитель вызывал у ребенка с первых часов жизни ориентировочный рефлекс в виде остановки сосательных движений. Этот рефлекс при повторных применениях звука угасает, что и характеризует его как ориентировочную реакцию. Применение звуков одинаковой интенсивности, но различного тембра и высоты вызывает различные по своему характеру реакции, что говорит о способности новорожденного ребенка различать звуки по тембру и высоте. У новорожденных детей обнаруживаются также элементы пространственного слуха. Полученные факты, по мнению авторов, свидетельствуют о том, что слуховой анализатор функционирует сразу после рождения и способен осуществлять элементарный анализ звуков. С другой стороны, имеются наблюдения, что задержка общих движений на звуковое воздействие как своеобразная форма звукового сосредоточения не может быть получена раньше 9—10-го дня жизни (М. П. Денисова и Н. Л. Фигурин, 1925). Электрофизиологические исследования показывают, что изменения в ЭЭГ на сильный звук могут быть получены через два дня после рождения лишь у небольшого количества детей, но начиная с 7-го дня изменения в ЭЭГ регистрируются постоянно (Канова — Canova, 1958).

Однако о функциональной зрелости слухового анализатора и его способности к анализу звуков более точно можно судить по выработке условных рефлексов и дифференцировок звуковых раздражений.

Пищевые и оборонительные условные рефлексы на звук вырабатываются уже у недоношенных детей. Н. И. Касаткину (1948) впервые удалось показать, что у детей, не доношенных на 1½—2 месяца условный мигательный рефлекс на звук образуется в первой половине 2-го месяца, а у некоторых детей на первой неделе 2-го месяца жизни, т. е. в период, отделяющий дату фактического рождения от срока нормального окончания беременности. Таким образом, имеет место ускорение в образовании условных рефлексов у детей, рожденных недоношенными, по сравнению с рожденными в срок. Из этого факта видно огромное влияние окружающей среды на развитие центральной нервной системы ребенка.

Р. И. Поликанина и Л. Е. Пробатова (1955 б) в своих исследованиях подтвердили основные положения работы Н. И. Касаткина и получили новые данные о сроках выработки условных пищевых двигательных рефлексов у недоношенных детей. Сроки образования этих рефлексов на звуковые раздражения зависят от степени недоношенности, причем у детей, много не доношенных, не отмечается ускорения в сроках образования условных рефлексов.

Развитие слуховых условных рефлексов у здоровых доношенных детей изучалось многими авторами (Н. И. Касаткин, 1935, 1951; М. О. Шрифetzцер, 1935; М. П. Денисова и Н. Л. Фигурин, 1935, 1949; М. М. Кольцова, 1949; И. П. Нечаева, 1954; А. П. Крючкова и И. М. Островская, 1957; А. О. Долин и сотрудники, 1961, и др.). Обзор большинства этих работ дан в обширной статье Е. А. Широковой (1958), что избавляет нас от необходимости их подробного освещения. Здесь мы коснемся лишь сроков выработки слуховых условных рефлексов как показателей функциональной зрелости анализатора.

По данным Н. И. Касаткина, пищевой условный рефлекс на звуковые раздражения впервые появляется у детей в пределах 3-й или 4-й недели жизни, а оборонительный (мигательный) условный рефлекс — в конце 4-й или 5-й недели. Упрочение обоих типов рефлексов происходит значительно позже — в середине 2-го месяца жизни. Большинство других авторов подтверждает указанные сроки образования слуховых условных рефлексов или считает более отдаленными сроки выработки этих рефлексов. Однако некоторые исследователи (В. С. Дашковская, 1953; А. О. Долин и сотрудники, 1961) отмечают первое появление пищевых и оборонительных слуховых условных рефлексов в более ранние сроки после рождения (7—10-й день). Такое расхождение в сроках образования слуховых условных рефлексов может быть объяснено или различием условий выработки рефлексов (характер раздражителя, подкрепление) или тем, что рефлексы, наблюдаемые в самые ранние сроки, не являются реакциями, осуществляемыми с участием корковых отделов слухового анализатора.

Изучением слуховых условных рефлексов у детей более старшего возраста (от 1 года и до 10—12 лет) занимались многие авторы (Н. И. Красногорский, 1907, 1939; А. А. Ющенко, 1928; Н. Р. Шастин, 1925; А. Г. Иванов-Смоленский и сотр., 1930; В. К. Фаддеева, 1930; Р. М. Пэн и М. А. Невская, 1940; Н. И. Козин, 1940; Л. И. Котляревский, 1940; Н. Л. Фигурин и М. П. Денисова, 1949; М. М. Кольцова, 1949; В. С. Кузнецова, 1952; З. И. Барбашева, 1955, и др.). Данные ряда исследований, выполненных с применением различных методик, говорят о более быстром (в пределах нескольких сочетаний) образовании условных рефлексов на звуковые раздражители у старших детей. В конце первого года и особенно в первой половине второго года идет усиленное образование условных рефлексов через вторую сигнальную систему (М. М. Кольцова, 1949), что свидетельствует о значительной зрелости к этому времени слухового анализатора.

Дифференцирование различных звуков у детей раннего возраста осуществляется на более поздних этапах жизни. По данным Н. И. Касаткина (1951), дифференцировки разнородных звуков (например,

тона органной трубы и звука звонка), применяемых на базе пищевого или оборонительного подкрепления, вырабатываются в возрасте 2—3 месяцев, после небольшого числа сочетаний или даже «с места». Образование дифференцировок однородных звуков (тоны в пределах от одной октавы до 4-х тонов) возможно лишь на 3—4-м месяце, а более тонких дифференцировок — в еще более поздние сроки.

Специальное изучение характера и предела анализа звуков у детей раннего возраста (5—9 месяцев) было проведено И. П. Нечаевой (1954). Автором сначала производилось образование положительного (пищевого или оборонительного) условного рефлекса на звук (тон 810 гц), а затем вырабатывались дифференцировки на различные тона, расположенные выше и ниже основного тона (от 4010 до 510 гц). Условные рефлексы на основной тон вырабатывались в возрасте 15—29 дней и относительно упрочивались (наблюдались в 50% сочетаний) к 1—1½-месячному возрасту. После этого вводились дифференцировочные тоны сначала далекие, а затем все ближе отстоящие от положительного тона. Процесс дифференцирования проходил через последовательные стадии — первичной дифференцировки, обобщения звуков, волнообразного упрочения дифференцировки и прочной дифференцировки. В результате исследований было установлено, что дифференцирование тона 4010 гц от основного тона 810 гц образуется у большинства детей в возрасте 4 месяцев; тона 3010 гц — в возрасте 4½—5½ месяцев, а тона 2010 гц — в возрасте 5½—6 месяцев. С последующим возрастом граница различаемых тонов приближается к основному, и в 6—7 месяцев дети дифференцируют тоны, разнящиеся от исходного на 1—2 и даже на $\frac{3}{4}$ — $\frac{1}{2}$ музыкального тона или 40 гц. При этом возрастные сроки образования дифференцировок на звук при пищевом и защитном подкреплении являются довольно близкими. Изучению анализа звуков у детей более старших возрастов (2—3 года и 7—9 лет) были посвящены лишь единичные исследования (В. С. Кузнецова, 1952; Н. Г. Гарцштейн, 1930; Р. М. Пэн и М. А. Невская, 1940 и др.), в том числе с использованием двигательной методики с речевым подкреплением. Они показали, что дифференцирование звуковых раздражений у этих детей наступает через небольшое число сочетаний. Таким образом, функциональные возможности слухового анализатора ребенка в смысле анализа раздражений уже в возрасте 6—7 месяцев достаточно велики. Это в известной мере согласуется с данными о развитии гистоструктур слуховой области коры (В. А. Абовян, И. И. Глезер, Т. М. Мохова, 1961, и др.). Однако функциональное развитие этой области продолжается и дальше (до 6—7 лет), обеспечивая образование тонких дифференцировок речевых раздражителей.

Зрительный анализатор. Зрительный анализатор, являющийся высоко дифференцированным дистантным анализатором, играет важную роль в установлении отношений организма с внешней средой. Этот анализатор в онтогенезе проходит сложный процесс развития. Формирование периферического отдела зрительного анализатора — всех частей глаза — почти полностью заканчивается к моменту рождения, за исключением самой важной части сетчатки — *fovea centralis*, развитие клеточных элементов которой завершается в течение первого полугодия.

жизни ребенка: в этот же период полностью совершенствуется аккомодационный аппарат глаза. Развитие нервных структур центральных и периферических звеньев анализатора начинается еще во внутриутробном периоде (см. гл. IV).

Первоначальная функция зрительного рецептора проявляется в ряде защитных и ориентировочных реакций. Наиболее ранней из них является зрачковая реакция, возникающая при действии света на сетчатку. Медленное сужение зрачка на свет наблюдается у 6—7-месячных плодов, также медленно оно протекает у недоношенных детей. У новорожденных доношенных детей зрачковая реакция осуществляется уже гораздо быстрее. К защитным реакциям глаза у новорожденного ребенка относятся также рефлекторное закрывание век на сильный свет, тонический рефлекс с глаза на шею при внезапном его освещении, конвергенция глазных яблок при приближении предмета к глазу и др.

К реакциям типа ориентировочной следует отнести поворот глаз и головы на световое раздражение или на мелькающий сбоку предмет. Эта реакция возникает вскоре после рождения. По наблюдениям Н. Л. Фигурина и М. П. Денисовой (1949), у новорожденных детей отмечается реакция ступенеобразного слежения глаза за светящимся предметом, а у детей в возрасте 3—5 недель появляется реакция сосредоточения в виде продолжительной фиксации предмета в поле зрения. По наблюдениям Н. И. Касаткина (1948), в конце или начале 2-го месяца жизни реакция сосредоточения принимает типичную форму ориентировочного рефлекса и выражается в длительной остановке взора, прекращении всех движений и голосовых реакций, изменении дыхания и т. д.

К 1½—2 месяцам жизни у ребенка обнаруживается рефлекторное мигание при быстром приближении предмета к глазам. Эту реакцию Н. И. Касаткин склонен рассматривать как натуральный условный рефлекс, который вырабатывается у ребенка при сочетании мигания с любым приближающимся предметом, например с поднесением к глазу ручек самим ребенком.

Становление и развитие всех указанных реакций, описанных во многих старых и более новых работах (Пейпер, 1962), очевидно, надо рассматривать как постепенное функциональное созревание периферических и подкорковых механизмов зрительного анализатора, без участия в этом корковых отделов анализатора.

Существенно важным является вопрос о развитии у новорожденных и грудных детей способности к восприятию и анализу цветовых раздражителей. Проведенные в этом направлении многочисленные физиологические и психологические исследования дали мало конкретных данных для выяснения вопроса о различении новорожденными цветов. К решению этого вопроса в дальнейшем был привлечен метод условных рефлексов.

Закономерности образования условных рефлексов в зрительном анализаторе во многом являются общими с таковыми в других анализаторах, но здесь имеют место также и свои особенности. Как правило, условные рефлексы на световые раздражители образуются позже, чем на звуковые.

Зрительные условные рефлексы удается вырабатывать у недоношенных детей. Р. И. Поликанина и Л. Е. Пробатова (1957) показали, что сроки выработки условных рефлексов на свет зависят от степени недоношенности и веса ребенка при рождении. У детей, не доношенных на 1—1½ месяца, образование пищевого (сосательного) рефлекса на световой раздражитель (лампа 40 вт) происходит к 22—39-му дню постнатальной жизни, при этом появлении первых условных рефлексов всегда предшествует ориентировочный рефлекс; у детей, не доношенных на 2—2½ месяца, на тот же раздражитель условный рефлекс вырабатывается к 34—47-му дню; у детей-плодов, не доношенных на 3 месяца, зрительный условный рефлекс образуется к 59—75-му дню жизни, причем он долго остается непрочным. Среди детей равных по степени недоношенности отстают по срокам выработки условного рефлекса дети с меньшим весом. Подобная зависимость в сроках образования условных рефлексов на световой раздражитель связана с различным уровнем созревания коркового конца зрительного анализатора.

Условные рефлексы на свет у нормально доношенных новорожденных детей впервые изучили М. П. Денисова и Н. Л. Фигурин (1935). Авторы показали, что зрительные рефлексы на красный цвет у детей, исследованных с 10—23-го дня, вырабатываются в возрасте 1 месяца 26 дней — 2 месяцев 17 дней. Н. И. Касаткин (1951), вырабатывая пищевые двигательные условные рефлексы у детей с 15—54 дней на освещение кабины лампами разного цвета, установил, что зрительный условный рефлекс на цветовое раздражение образуется в начале 2-го месяца жизни и делается устойчивым и прочным в конце 2-го месяца; с упрочением рефлекса его эффекторное выражение также делается более четким и ярким.

По данным Ц. П. Немановой (1940), условный защитный рефлекс на световой раздражитель (затемнение кабины) появляется в возрасте 42—51 дня. Согласно исследованиям М. М. Кольцовой (1949), пищевые условные рефлексы на световое раздражение в обычных условиях жизни детей образуются в конце 3-го — начале 4-го месяца жизни. Общим правилом в данном случае является то, что чем старше ребенок к моменту начала выработки условного рефлекса, тем меньше нужно сочетаний для выработки этого рефлекса.

На основании приведенных данных можно считать установленным, что зрительный анализатор как целостная система включается в деятельность в течение 2-го месяца жизни, т. е. в то время, когда по общему развитию и дифференцировке клетки зрительной коры достигают значительной зрелости. Выработка зрительных дифференцировок на резко отличающиеся световые и цветовые раздражители у ребенка, по-видимому, возможна в конце 2-го месяца жизни. Однако образование дифференцировок на более близко стоящие друг к другу раздражители происходит в более поздние сроки.

Н. И. Касаткин (1948) вырабатывал положительный пищевой условный рефлекс на желтый или красный цвет и дифференцировку к ним на зеленый цвет; дифференцировочный раздражитель вводился в конце 2-го или начале 3-го месяца жизни, после упрочения положительного сигнала. У одних детей дифференцирование шло сразу через

обобщение раздражителей, у других же вначале имелась псевдодифференцировка, а затем дифференцируемый раздражитель также обобщался с положительным. Таким путем через определенное число сочетаний подкрепляемого и неподкрепляемого раздражителей вырабатывалась дифференцировка — непостоянная — на 3-м месяце, а более прочная — на 4-м месяце жизни.

М. П. Денисова и Н. Л. Фигурин (1935), вырабатывая дифференцировки на форму предмета (конус, призма, цилиндр), установили, что нестойкие дифференцировки в этом случае образуются у детей в возрасте 7 месяцев жизни. О. П. Капустник (1930) и Л. С. Блох (1940) отмечали выработку дифференцировки на различные оттенки зеленого цвета у детей $4\frac{1}{2}$ —5 лет в среднем на 9-м сочетании раздражителей, а упрочение ее с 35-го применения дифференцировочного раздражителя. По наблюдениям Н. Г. Гарцштейн (1930) и Р. М. Пэн и М. А. Невской (1940), у детей в возрасте 7—9 лет дифференцирование светового раздражителя от звукового (по методике А. Г. Иванова-Смоленского) наступило через 5—16 сочетаний. Более быстрое образование дифференцировок в этом возрасте сочетается со значительно продвинувшимся вперед морфологическим созреванием коры затылочной области (Н. С. Преображенская, 1955).

Приведенные в последнем разделе материалы свидетельствуют о том, что развитие функций анализаторов человека в онтогенезе проходит определенные этапы. Морфологическое развитие всех анализаторных систем начинается еще в период внутриутробной жизни, в течение которой оно проявляется в ряде защитных и других примитивных рефлексов. Продолжающееся в постнатальном онтогенезе развитие структуры и функции периферических, стволовых и подкорковых частей анализаторов обнаруживается в более сложных защитных и ориентировочных реакциях. В первые недели после рождения достигают определенной зрелости корковые концы отдельных анализаторов, что ведет к возможности образования натуральных и искусственных условных рефлексов (пищевых и оборонительных). Дальнейшее развитие корковых отделов анализаторов обеспечивает дифференцирование условных раздражителей, т. е. аналитико-синтетическую деятельность нервной системы.

Каждый из анализаторов имеет свои характерные черты функционального развития. Так, например, для кожного и двигательного анализаторов характерно, что функции периферических звеньев этих анализаторов проявляются очень рано, по сравнению с другими анализаторами, в то время как деятельность кожного и двигательного анализаторов как целостных систем формируется в постнатальном периоде медленно и более длительное время, что видно по образованию и упрочению условных рефлексов и дифференцировок. Очевидно, эта особенность связана с участием анализаторов в формировании «произвольных» движений и речедвигательных функций, которое занимает значительный период жизни. Неравномерность в развитии видна на примере слухового и зрительного анализаторов; условные рефлексы и дифференцировки с первого из них вырабатываются раньше, чем со второго.

КОЛЕ
БУТРА

Зрительный
горов, ориентир
тельность его с
предмета, а та
ния, запоминан
цессах второй с
Зрительный
чатка глаза, зр
(наружное кол
зрительного бу
поля 17, 18 и 1
ного анализато
ральной нервн
к конечному м
бугра — к межу
В зрительн
локон, проходя
чатке (Е. П. Ко
Установлен
ружное колесн
Поляк — Рогуа
6 Как извест
крупных с
от нижних сл
правляющиеся
От клеток на
тельный путь
optica). Вопро

Глава IV

ЗАТЫЛОЧНАЯ ОБЛАСТЬ. НАРУЖНОЕ КОЛЕНЧАТОЕ ТЕЛО, ПОДУШКА ЗРИТЕЛЬНОГО БУГРА И ДРУГИЕ ПОДКОРКОВЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА

Зрительный анализатор является одним из главнейших анализаторов, ориентирующих организм человека в окружающей среде. Деятельность его складывается из ощущения света, цвета, пространства, формы предмета, а также из более сложных функций — зрительного узнавания, запоминания, представления. Зрение человека участвует в процессах второй сигнальной системы (письмо, чтение).

Зрительный анализатор состоит из периферического отдела (сетчатка глаза, зрительный нерв, зрительный тракт), подкоркового отдела (наружное коленчатое тело, переднее двухолмие и отчасти подушка зрительного бугра) и коркового отдела (кора затылочной области — поля 17, 18 и 19). По своему происхождению отдельные части зрительного анализатора являются производными различных отделов центральной нервной системы. Так, кора затылочной области относится к конечному мозгу; наружное коленчатое тело и подушка зрительного бугра — к межзатылочному, переднее двухолмие — к среднему.

В зрительном нерве и зрительном тракте, помимо афферентных волокон, проходят и эфферентные — от подкорковых образований к сетчатке (Е. П. Кононова, 1955, и др.).

Установлена точная проекция отдельных частей сетчатки на наружное коленчатое тело (Броуэр и Циман — Brouwer, Ziemann, 1926; Поляк — Polyak, 1957, и др.).

Как известно, наружное коленчатое тело у человека состоит из 6 основных слоев. Верхние четыре — мелкоклеточные, нижние два — крупноклеточные. Имеются указания (Готтшик — Gottschick, 1955), что от нижних слоев наружного коленчатого тела отходят волокна, направляющиеся к переднему двухолмию (*tractus geniculo-tectalis*). От клеток наружного коленчатого тела начинается центральный зрительный путь (пучок Грасиоле, *tractus geniculo-corticalis*, *radiatio optica*). Вопрос об афферентных и эфферентных связях между наружным

коленчатым телом и корой затылочной области изучен недостаточно. Имеется много работ, в которых указывается, что проекционные афферентные волокна идут от наружного коленчатого тела только к полю 17. Труэкс и соавт. (Truex, 1959), Монаков (Монаков, 1889), Дежерин (Dejerine, 1901) и другие предполагают, что волокна от наружного коленчатого тела направляются широким веером ко всем трем полям затылочной области. С. Б. Дзугаева (1960) методом тонкой анатомической препаровки показала наличие волокон, идущих не только к полю 17, но и к полям 18 и 19. Однако этот метод не позволяет решить вопроса о природе (афферентные или эфферентные) этих волокон.

Подушка зрительного бугра, хотя и не участвует в прямой передаче зрительных импульсов, но, возможно, играет роль в осуществлении высших интегративных процессов зрительного акта. Это подтверждается связями подушки зрительного бугра с нижней теменной областью, повреждение которой вызывает клинические симптомы, относящиеся к зрительной агнозии. Связь подушки зрительного бугра с полем 17 весьма спорна. Поляк (1926) отрицает эту связь. Минковский (Minkowsky, 1914) также не находил ни у обезьян, ни у человека волокон, идущих от образований зрительного анализатора к подушке зрительного бугра. Ле Грос Кларк и Нортфильд (Le Gros Clark, Northfield, 1937) считают, что подушка зрительного бугра связана только с полем 18, Уокер (Walker, 1935), Труэкс (1959) находили ее связь с полем 19. По мнению Уокера (1938), подушка широко связана с корой теменной и височной областей.

Наиболее подробно структура переднего двухолмия описана в работах Е. К. Сеппа (1911), Л. В. Блуменау (1925), А. М. Гринштейна (1946) и др. Переднее двухолмие тесно связано с глазодвигательными нервами через тектоспинальный пучок. В. А. Смирнов (1953) считает, что местом окончания афферентных зрачковых волокон является переднее двухолмие, от которого вставочные нейроны идут в составе задней спайки и, частично перекрещиваясь в ней, следуют к ядрам Эдингера — Вестфаля — Якубовича.

Затылочная область коры состоит в основном из трех цитоархитектонических полей — 17, 18 и 19. В них заканчивается огромное количество афферентных волокон, приходящих из подкорковых образований зрительного анализатора, и в свою очередь от них отходят эфферентные волокна. Принадлежность затылочной области к зрительному анализатору доказана не только анатомо-физиологическими данными, но и клиническими симптомами, возникающими при ее повреждении. Эти симптомы весьма многообразны, начиная с гемианопсий и кончая сложными формами зрительных агнозий.

На основании экспериментальных, а также клинических данных следует полагать, что в зрительном акте принимают участие и другие анализаторы, а именно двигательный, слуховой и кожный. Зоны перетеменно-затылочных подполей (7s и 7a) верхней теменной области. В поле 39 нижней теменной области и в задних отделах поля 37 височно-теменно-затылочной подобласти.

Наружное коленчатое тело у млекопитающих делится на два ядра: на собственно наружное коленчатое тело (дорсальное ядро), связанное со зрительными функциями (производное дорсального таламуса), и на вентральное наружное коленчатое тело, относящееся к вентральному таламусу. В то время как дорсальное наружное коленчатое тело в сравнительно анатомическом ряду развивается прогрессивно и получает все большее значение как подкорковая часть зрительного анализатора, вентральное наружное коленчатое тело постепенно редуцируется и, по мнению большинства авторов (Фогт — Vogt, 1909; Фриедман — Friedeman, 1911), не обнаруживается ни у обезьян, ни у взрослого человека. Вместо него появляется предколенчатое ядро, располагающееся роstralно над наружным коленчатым телом. Прямые связи вентрального ядра наружного коленчатого тела с корой затылочной области неизвестны. По литературным данным (Поляк, 1957, и др.) предколенчатое ядро связано с передним двухолмием и III парой черепномозговых нервов и, возможно, участвует в осуществлении зрачкового рефлекса.

Нейронное строение наружного коленчатого тела изучено Е. Г. Школьник-Яррос (1954, 1958, 1962).

Подушка зрительного бугра, наряду с его латеральным ядром, представляет собой наиболее филогенетически новое образование (Фогт, 1909; Л. Я. Пинес, 1927; М. М. Курепина, 1940, и др.).

Переднее двухолмие является филогенетически старым образованием. По мере того, как в филогенетическом ряду, особенно у млекопитающих, все большее значение для зрительных функций приобретает наружное коленчатое тело, роль переднего двухолмия уменьшается.

Следует подчеркнуть, что некоторые биохимические данные подтверждают результаты развития коры, полученные морфологическими методами. Так, показано (З. Д. Пигарева, 1958), что биохимическое созревание отдельных зон коры у животных (кролики, собаки) происходит в разные сроки. Различны, например, сроки появления соответствующего уровня активности ферментов, свойственных взрослым животным. Этот уровень активности раньше достигается в двигательной зоне, затем в слуховой и зрительной. Такая последовательность созревания различных областей коры, полученная биохимическим методом, соответствует данным морфологии и физиологии центральной нервной системы.

Литература по онтогенезу образований зрительного анализатора не велика.

Сетчатка глаза закладывается довольно рано, но начинает интенсивно развиваться только к 6 лунным месяцам (Н. Г. Фельдман, 1955). Миелинизация различных отделов зрительного анализатора, указывающая на степень созревания, происходит в различные сроки и раньше, чем в некоторых других анализаторах.

Так, у новорожденного, по данным Декабана (Decaban, 1959), волокна зрительного нерва и зрительного тракта уже начинают обкладываться миелином в то время, как в волокнах обонятельного тракта еще не имеется миелиновой оболочки. В 6 месяцев жизни зрительный нерв, как и все другие черепномозговые нервы (за исключением

обонятельного тракта), полностью миелинизированы. Из подкорковых образований позднее других миелинизируется подушка зрительного бугра и *nucleus dorsalis medialis*, которые остаются бледноокрашенными и в два года. В полушариях головного мозга, по мнению Декабана, в первую очередь миелин появляется в тех участках коры, которые связаны с первичными афферентными системами, в частности, в зрительных и слуховых волокнах он обнаруживается к моменту рождения. К 1 году процесс миелинизации волокон заканчивается.

Имеются указания о развитии наружного коленчатого тела в раннем онтогенезе из латеральной группы клеток зрительного бугра человека. Врабец (Vrabec, 1955) установил, что наружное коленчатое тело впервые можно выделить у эмбриона 20—23 мм общей длины. М. М. Курепина (1940), выделяя три периода развития зрительного бугра (ранний, средний, поздний — до 7 лунных месяцев), дает описание общего морфогенеза наружного коленчатого тела, вычлняя его из общей закладки зрительного бугра. И. Е. Пригоников (1949) обращает особое внимание на процесс дислокации дорсальной части наружного коленчатого тела из дорсо-латерального в латеро-медиальное положение. Закладка вентрального наружного коленчатого тела обнаружена им несколько раньше, чем дорсального. И. Е. Пригоников считает, что к стадии 26 см общей длины (приблизительно около 7 лунных месяцев) вентральная часть наружного коленчатого тела исчезает, как самостоятельное образование, и в этом же периоде появляется над дорсальным наружным коленчатым телом группа клеток, которая образует предколенчатое ядро и связана с *zona incerta*. Декабан (1954) подчеркивает факт ранней закладки обеих частей наружного коленчатого тела (около 8½ недель).

Работ по онтогенезу подушки зрительного бугра, как и по онтогенезу наружного коленчатого тела, немного (Декабан, 1954; А. Д. Зурабашвили, 1934). М. М. Курепина (1940) считает, что подушка зрительного бугра начинает формироваться позднее, чем наружное коленчатое тело. Закладку подушки можно обнаружить только в начале 4-го лунного месяца, а в 6 лунных месяцев уже видно разделение ее на три клеточные группы.

Развитие переднего двуххолмия изучено меньше, чем развитие других образований зрительного анализатора. Известно, что средний мозг человека имеет относительно большие размеры только на ранних стадиях онтогенеза, позднее он отстает в росте.

О развитии борозд затылочной области имеются указания ряда старых авторов (Д. Н. Зернов, 1877, А. В. Маштаков, 1902, и др.). Работы З. И. Потемкиной (1957) и Астаховой с соавторами (1958) указывают на более раннюю по сравнению с другими закладку борозд теменно-затылочной и шпорной борозды (с 4-го лунного месяца) и более позднюю — остальных борозд затылочной доли.

Ранние периоды формирования различных частей корковой пластинки новой коры, в том числе и затылочной области, подробно изучены Г. И. Поляковым (1937, 1943) (см. гл. II). И. Н. Филимонов (1929) подверг цитоархитектоническому и цитологическому исследованию поля пре- и постцентральной областей, а также поля 17 и 18 за-

тылочной области в процессе пре- и постнатального развития. Он нашел, что формирование слоев в этих областях заканчивается к моменту рождения.

В литературе нет единого мнения по вопросу о времени расщепления слоя IV поля 17 на 3 подслоя. Бродман (Brodmann, 1909) указывал на то, что слой IV поля 17 на ранних стадиях един и лишь к 8 лунным месяцам расщепляется. И. Н. Филимонов (1929) относит начало расщепления слоя IV поля 17 на 3 подслоя к 6-му лунному месяцу. Г. И. Поляков (1949) считает, что участок корковой пластинки, из которого развивается поле 17, с самого начала построен своеобразно, и что слой IV уже с момента его происхождения разделен на подслоя.

Ряд авторов (И. Н. Филимонов, 1929; И. А. Станкевич, 1938; Е. П. Кононова, 1940) изучили закономерности развития клеток слоя III и слоя V в различных областях коры. Альдама (Aldama, 1930) и Аоки (Aoki, 1939), исследуя постнатальный период развития коры большого мозга у детей, отмечали более раннее формирование полей затылочной области по сравнению с другими областями.

Конел (Conel, 1939—1959), подробно исследуя мозг ребенка от рождения до 2 лет, описал особенности развития и затылочной области, при этом отметил несколько более раннее созревание поля 17 в целом и специфических клеток этого поля. Е. Н. Космарская (1958) обращала особое внимание на развитие отдельных видов клеток поля 17, на рост ширины коры (от 6 лунных месяцев до рождения).

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

Первой из борозд затылочной области на 5-м лунном месяце закладывается шпорная борозда (*fissura calcarina*) и именно ее передняя часть, расположенная ближе к стволу (*truncus*). На 6-м лунном месяце выявляется и задний отдел шпорной борозды, еще слабо выраженный. К 7 лунным месяцам задний отдел шпорной борозды становится несколько глубже, стенки переднего отдела гладкие, без глубинных извилин. В течение последующих месяцев шпорная борозда постепенно углубляется. Между 8 и 9-м лунными месяцами появляются глубинные извилины (раньше — кунео-лимбические, позже — кунео-лингвальные). У новорожденного шпорная борозда имеет типичный вид.

В постнатальном периоде развития встречаются все варианты (типы) строения шпорной борозды, описанные И. Н. Филимоновым (1933) в мозгу взрослого. Более часто встречается так называемый непрерывный тип шпорной борозды (*typus continuus*), реже — прерванный тип (*typus interruptus*), обусловленный выходом на поверхность задней кунео-лингвальной извилины. Сагиттальные борозды (ss. *sagittales*), ограничивающие сагиттальные извилины, хорошо выражены уже в последние месяцы перед рождением.

Второй глубокой бороздой, лишь отчасти принадлежащей затылочной области и распространяющейся и в верхнюю теменную, является теменно-затылочная борозда (*sulcus parieto-occipitalis*). Она закладывается позже шпорной борозды, между 8-м и 9-м лунными месяцами, углубляется, рисунок ее усложняется. На 9-м лунном месяце

в глубине борозды появляются слабо выраженные кунео-прекунеальные извилины. В мозгу новорожденного поверхностный рисунок теменно-затылочной борозды сходен со взрослым.

Межтеменная борозда, имеющая в затылочной области название межзатылочной (*sulcus interoccipitalis*), к 6 лунным месяцам представлена лишь небольшим вдавлением. На 8-м лунном месяце она углубляется, отмечается ее оперкуляризация и намечается образование глубоких извилин. К 9 лунным месяцам борозда достаточно глубока, хорошо выражены глубинные извилины, особенно на дне.

Все эти борозды в постнатальном периоде углубляются, рисунок их усложняется.

Поперечная затылочная борозда (*sulcus occipitalis transversus*), в которую вливается межзатылочная борозда, развивается одновременно с последней. Коллатеральная борозда (*sulcus collateralis*) и боковая затылочная борозда (*sulcus occipitalis lateralis*) выявляются лишь в 7 лунных месяцев, постепенно усложняются в своем строении. Полярные бороздки (*ss. polares*) обнаруживаются в области полюса в последние месяцы перед рождением. Между ними и концом шпорной борозды находится нисходящая извилина (*gyrus descendens Ecker*).

Извилины, расположенные в затылочной области (клин, *cuneus*, язычковые извилины, *gyri linguales*, веретенообразная извилина, *gyrus fusiformis*, затылочные извилины, *gyri occipitales*), развиваются одновременно с формированием борозд. С ростом общего объема мозга и углублением борозд, особенно после рождения, они увеличиваются в своих размерах, становятся все более изрезанными вторичными и третичными бороздами.

Объективным показателем углубления борозд в процессе пре- и постнатального периода развития является процентное отношение поверхности коры затылочной области, скрытой в глубине борозд. Так, в 5 лунных месяцев только 11,6% поверхности коры изучаемой области скрыто в глубине борозд. В 6 лунных месяцев 27,0% коры погружено в борозды, а у новорожденного — уже 66,0%. После рождения этот показатель равен 70,0%, что приближается к цифрам взрослого (71,0—72,0%).

ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА

Кора затылочной области

В 5 лунных месяцев (рис. 45) на внутренней поверхности полушария, вблизи затылочного полюса, можно выделить участок коры, характеризующийся плотным, не дифференцированным на слои верхним и разреженным нижним этажом. Из этого участка в дальнейшем развивается поле 17. Поля 18 и 19 в этом возрасте имеют еще общую закладку (18+19) и не могут быть отделены друг от друга. Наиболее характерным их отличием от поля 17 является то, что слой I над этой общей закладкой состоит из нескольких рядов клеток, в то время как в слое I над полем 17 имеется диффузное расположение клеток. Верхний этаж корковой пластинки в общей закладке полей 18+19 не так компактен, как в поле 17, и без резких границ переходит в нижний.

Вертикальная исчерченность слабо выражена. В белом веществе много нервных клеток.

Поле 17. В поле 17 в 6 лунных месяцев (рис. 45, б) ширина коры¹ равна 1,0 мм. Намечается горизонтальная исчерченность поперечника корковой пластинки, особенно заметная в дальнейшем вследствие деления слоя IV на подслои (IVa, IVb и IVc) и некоторого просветления в слое V. Клетки имеют эмбриональный вид, они круглые, темно-окрашенные. Около 7 лунных месяцев в светлом слое V впервые можно обнаружить закладку крупных, интенсивно окрашенных, солитарных клеток Мейнерта. Клетки слоев VI+VII отчетливее складываются в вертикальные колонки.

Между 8 и 9-м лунными месяцами в подслое IVb выделяется еще 2 подслоя (IVb α и IVb β).

На 9-м лунном месяце (рис. 45, в) в подслое IVb впервые обнаруживаются (при большом увеличении) звездчатые клетки Кахала, имеющие еще незрелый вид (отсутствие типичной звездчатой формы, светлая окраска). В солитарных клетках слоя V намечается угловатая форма вследствие появления отростков. Слой V делится на 2 подслоя. Основная масса темно-окрашенных клеток еще округлой формы.

У новорожденного (рис. 45, г) поле 17 имеет характерное строение, отличающееся от взрослого лишь большей узостью коры (1,36 мм вместо 2,0 мм у взрослого) и более густым расположением клеточных элементов.

В слое I верхняя темная кайма клеток становится менее заметной в сравнении с пренатальным периодом. Слой II представлен типичным узким пояском клеток. В слое III клетки мелкие, круглые, есть и слабо выраженные пирамидные. Разделение на подслои отсутствует. Нижняя граница этого слоя сливается с подслоем IVa. В подслое IVa мелкие круглой формы клетки. Подслои IVb разделен на две части: IVb α — бедную клетками и IVb β — более богатую округлыми клетками. В обеих частях подслоя IVb встречаются единичные крупные, бледноокрашенные звездчатые клетки Кахала. Подслой IVc состоит из мелких, круглых клеток, образующих темный широкий пояс. Слой V очень светлый, особенно в нижней части, где под большим увеличением ясно видны солитарные клетки Мейнерта. Клетки этого слоя в основном неправильной формы и небольших размеров. Клетки слоев VI+VII складываются в вертикальные колонки. Они содержат густо расположенные клетки, равные по величине клеткам слоя III, но более круглой формы. Местами встречаются крупные клетки из слоя V.

Таким образом, одним из признаков развития поля 17, как и всей коры в целом, в пренатальном периоде является рост ширины коры и слоев, ее составляющих. От 5 лунных месяцев до рождения ширина коры поля 17 увеличивается от 1,0 мм до 1,36 мм. Наиболее интенсивно растет ширина слоев III и IV.

В течение постнатального периода происходит дальнейшее совершенствование структуры поля 17.

¹ Измерение ширины коры полей затылочной области, так же как и полей всех других областей, проводилось на вершине извилины.

В возрасте 2 недель жизни (рис. 45, д) в коре поля 17 клетки располагаются уже значительно реже, чем у новорожденного. В слое I нет «зародышевой» темной каймы. Среди других слоев выделяются своей густоклеточностью слой IV (подслой IVc) и слои VI+VII. Ясно выражено просветление в подслое IVb и особенно в слое V. В верхнем этаже радиальности не отмечается. В слоях VI+VII вертикальные колонки выражены все еще недостаточно отчетливо. Ширина коры значительно возрастает по сравнению с новорожденным.

В возрасте 1 года (рис. 46, а) происходит дальнейшее увеличение ширины коры, усиливается разреженность клеточных элементов, особенно верхнего этажа, увеличивается количество пирамидных клеток. Размеры звездчатых клеток Кахала в подслое IVb становятся больше. В слое V солитарные клетки Мейнерта также увеличиваются в размере.

В возрасте 2 лет (рис. 46, б) кора представляется еще более разреженной. Менее отчетливо выделяется подслоя IVb, значительно увеличиваются в размерах звездчатые клетки Кахала, хорошо видны темные подслои IVc и слои VI+VII, солитарные клетки Мейнерта становятся крупнее.

В возрасте 7 лет (рис. 46, в) поле 17 по основным признакам мало отличается от поля 17 взрослого.

Особый интерес представляет развитие крупных клеток слоев IV и V поля 17. Выявившиеся в 7 лунных месяцев в слое V солитарные клетки Мейнерта к моменту рождения имеют более дифференцированный вид, чем звездчатые клетки Кахала, впервые заметные на 9-м лунном месяце. И в постнатальном периоде звездчатые клетки подслоя IVb развиваются медленнее, чем солитарные клетки слоя V. С возрастом эти клетки все более увеличиваются в размерах. К 7 годам они выделяются в подслое IVb своей необычной величиной (24×24 мк), однако и в этом возрасте еще не достигают размеров их у взрослого (34×20 мк). Солитарные клетки слоя V развиваются несколько иначе. Уже к 2 неделям жизни они выделяются своей величиной, отчетливыми контурами и интенсивностью окраски. Располагаясь обычно в нижней части слоя V, на границе со слоем VI, они часто переходят в последний. В старших возрастах эти клетки располагаются более равномерно в слое V и реже заходят в слой VI. Несмотря на то, что размеры крупных клеток слоя V с возрастом увеличиваются, они в дальнейшем выделяются менее резко вследствие роста окружающих их клеточных элементов.

Поле 18. Как уже указывалось, в 5 лунных месяцев (рис. 47, а) поле 18 еще не может быть отграничено от поля 19 и представлено общим участком 18+19. Более ясные признаки отделяют его от поля 17 (см. рис. 45, а).

В 6 лунных месяцев (рис. 47, б) поле 18 характеризуется разделением слоя I на подслои, темным компактным слоем II, хорошо выраженных клеток, темным пояскообразным слоем IV, более светлым, чем слой III, слоем V и отчетливо отграниченными от белого вещества слоями VI+VII. Поле 18 в этом возрасте уже можно отделить от поля 19.

В последнем лучше выражена вертикальная исчерченность и менее темны слои II и IV. Однако местами еще по-прежнему остаются участки, где разделение обоих этих полей невозможно (например, на границе с лимбической областью, в глубине шпорной борозды).

На 9-м лунном месяце (рис. 47, в) в слое I исчезает разделение на подслои, остается только плотная верхняя кайма, ниже которой клетки располагаются диффузно. Слои II и IV становятся менее компактными. В слое III заметно лишь некоторое просветление в средней части слоя и увеличение размеров клеток в направлении к слою IV. Слой IV менее компактен, чем в более ранних стадиях. В слое V, разделенном на два подслоя, встречаются крупные клетки. Слои VI+VII отчетливее складываются в колонки.

У новорожденного (рис. 47, г) кора становится шире (1,37 мм) особенно за счет слоя III. Радиальная исчерченность проходит через все слои. Верхний этаж коры несколько шире нижнего. Слой I без изменений. Слой II узкий, густо расположенные клетки постепенно переходят в слой III. В слое III можно выделить, но еще неотчетливо, 3 подслоя. Форма клеток этого слоя уже приближается к пирамидной. Слой IV состоит из густо расположенных клеток, граница со слоем III менее отчетливая, чем со слоем V. Слой V широкий, делится на 2 подслоя. Клетки круглые, несколько меньше по размерам, чем в слое III. Местами встречаются единичные более крупные бледноокрашенные клетки. В слоях VI+VII хорошо выражены вертикальные колонки. Граница с белым веществом отчетливая.

Из общих особенностей развития поля 18 в пренатальном периоде следует отметить постепенное исчезновение (к 9-му лунному месяцу) разделения слоя I на подслои, более позднее выделение подслоев в слое III, чем в слое V: в слое III подслои выделяются только у новорожденного, разделение же слоя V на подслои отмечается уже между 7-м и 8-м лунными месяцами. Пирамидизация клеток слоя III начинается к моменту рождения, крупные клетки слоя V приобретают оформленный вид несколько раньше (на 8-м лунном месяце).

Постнатальный период развития поля 18 характеризуется в основном увеличением ширины коры, разрежением расположения клеточных элементов, совершенствованием их дифференцировки.

В возрасте двух недель жизни (рис. 47, д) кора поля 18 отличается от коры новорожденного не только увеличением ширины (1,57 мм вместо 1,37 мм), но, что особенно заметно, значительным разрежением клеточных элементов, более отчетливой радиальной исчерченностью, особенно в верхнем этаже.

К возрасту 1 года (рис. 48, а) ширина коры значительно возрастает (2,13 мм), клетки располагаются более редко, размеры их увеличиваются. Начиная со второго полугодия особенно заметна пирамидизация клеток.

В 2 года (рис. 48, б) кора поля 18 представляется еще более редкоклеточной, чем в предыдущем возрасте, вертикальная исчерченность пронизывает весь поперечник коры, выступая особенно отчетливо в верхнем этаже. Клеточные элементы уже в основном сформированы.

В возрасте 7 лет (рис. 48, в) поле 18 по своей характеристике сходно со строением его у взрослого.

Подполя в поле 18 (гранулярное подполе в глубине шпорной борозды, крупноклеточное подполе, *limes parastriatus gigantopyramidalis* на границе с полем 17) удается выделить только перед самым рождением, яснее видны они в первые месяцы после рождения.

Поле 19. Как уже отмечалось, поле 19 можно дифференцировать от общей с полем 18 закладки в 6 лунных месяцев (рис. 49, а). Ширина коры — 1,12 мм. В поперечнике корковой пластинки отчетливо выделяются два темных пояса — II и IV слоев, слой III не разделен на подслои, заметен широкий слой V и довольно темные слои VI+VII. Вертикальная исчерченность всех слоев выражена отчетливее, чем в поле 18.

К 9 лунным месяцам (рис. 49, б) ширина коры равна 1,20 мм, а у новорожденного (рис. 49, в) ширина коры составляет 1,27 мм. Радиальная исчерченность хорошо выражена. Горизонтальная слоистость образуется темными слоями II и IV и светлыми слоями III и V. Слой II имеет вид темного узкого пояса, переходящего в слой III. Слой III состоит из клеток, постепенно увеличивающихся в размерах по направлению к слою IV. Выделяются три подслоя, из которых III² наиболее светлый, благодаря чему и образуется характерное для поля 19 просветление в слое III. Форма клеток пирамидная. Слой IV состоит из плотно расположенных мелких, круглой формы клеток, граница со слоем III не резкая, со слоем V — отчетливая. Слой V широк, разделен на подслои. Слой VI+VII содержит клетки различной величины, расположенные в виде колонок, менее выраженные, чем в поле 18 и особенно в поле 17. Граница с белым веществом отчетливая.

Общая ширина коры поля 19 в период внутриутробной жизни развивается незначительно и достигает лишь половины ширины взрослого. Особенно увеличивается ширина верхнего этажа. Развитие клеток то же, что ■ в поле 18.

Верхнее подполе в поле 19 начинает выявляться к 9 лунным месяцам и становится более отчетливо выраженным к моменту рождения.

В возрасте 2 недель после рождения (рис. 49, г) кора поля 19 характеризуется более редким расположением клеток, увеличением ширины коры (1,59 мм вместо 1,27 мм). От поля 18 отличается несколько более грубой вертикальной исчерченностью и более отчетливым просветлением в слое III².

В возрасте 1 года (рис. 50, а) заметно увеличение ширины коры (1,97 мм) и более рыхлое расположение клеток, особенно в слоях II и IV.

В возрасте 2 лет (рис. 50, б), как и в возрасте 4 лет, ширина коры продолжает увеличиваться (1,97—2,20 мм), клетки становятся более дифференцированными, лежат еще более разреженно. Вертикальная исчерченность, как и в более ранних возрастах, несколько грубее, чем в поле 18. Слой II содержит угловатые ■ круглые клетки, без резких границ переходит в слой III. Клетки слоя III пирамидной формы, постепенно увеличиваются ■ размерах в направлении к слою IV. Разделение на подслои и просветление ■ подслое III² выражено четко.

В возрасте 7 лет (рис. 50, в) поле 19 имеет вид, свойственный этому полю в мозгу взрослого.

Следует отметить, что в процессе развития ширина коры поля 19, так же как и поля 18, возрастает в значительной степени за счет слоя III (от 0,29 мм в 6 лунных месяцев до 1,08 мм в 7 лунных месяцев в поле 18, и от 0,33 до 0,95 мм в тех же возрастах в поле 19), а также слоев VI и VII. В постнатальном онтогенезе наиболее интенсивный рост ширины коры этих полей обнаруживается в течение первого года жизни. Величина клеток в обоих полях постепенно возрастает. Особый интерес представляет развитие клеток слоев III и V в полях 18 и 19. В первые шесть месяцев после рождения клетки в слое III еще слабо дифференцированы, контуры их неотчетливы, пирамидная форма неправильная. К концу первого года жизни клетки этого слоя приобретают более правильную пирамидную форму, значительно увеличиваются в размерах, особенно в подслое III³. К возрасту 7 лет в нем встречаются единичные, очень крупные пирамиды, однако они еще не достигают величины пирамид подслоя III³ у взрослого. Крупные клетки слоя V уже в первые периоды постнатальной жизни (как и в пренатальном периоде) в отличие от крупных клеток слоя III представляются хорошо сформированными, и в этом отношении имеют сходство с развитием крупных клеток слоя V поля 17. В течение первого полугодия крупные клетки слоя V увеличиваются больше, чем крупные клетки слоя III. В дальнейшем, одновременно с ростом крупных клеток слоя V, происходит более быстрый рост клеток слоя III, в результате чего уже после первого года жизни имеется почти одинаковый размер крупных клеток в обоих слоях.

Эта закономерность в процессе онтогенеза обнаружена и в других областях коры.

В ранних возрастах пренатального онтогенеза (5—6 лунных месяцев) граница между полями 17 и 18 хотя и выявляется с трудом, но все же может быть установлена на основании особенностей строения слоя I, расщепления слоя IV в поле 17 на 3 подслоя и по ряду других признаков. В дальнейшем различие между этими полями становится все более отчетливым.

Характером границ в онтогенезе и особенно переходом слоя IV поля 17 в слой IV поля 18 подтверждается точка зрения тех авторов (например, И. Н. Филимонова), которые считают истинным слоем IV поля 17 только подслой IVc. Именно этот подслой непосредственно продолжается в слой IV поля 18, в то время как подслой IVa поля 17, тесно прилежащий к слою III, является, весьма вероятно, модифицированной частью последнего.

В постнатальном периоде границы, даже между полями 17 и 18, постепенно становятся менее отчетливыми, вследствие более редкого расположения клеточных элементов. В то же время в поле 18 становится ясно выраженным крупноклеточный участок слоя III (*limes parastriatus gigantopyramidalis*), который в пренатальном периоде еще не выявляется, что связано с поздним формированием пирамидных клеток слоя III. Он хорошо заметен в конце первого полугодия жизни и в дальнейшем обнаруживается всюду на границе с полем 17.

Граница между полями 18 и 19 в пренатальном периоде (5—6 лунных месяцев) устанавливается с большим трудом, чем между полями 17 и 18. С возрастом (7—8 лунных месяцев) она становится более отчетливой и особенно хорошо выявляется у новорожденного. В постнатальном онтогенезе граница между полями 18 и 19 снова постепенно становится все менее ясной. Резкость границ между полями 18 и 19 в процессе постнатального периода стирается больше, чем между полями 17 и 18.

Границы затылочной области с соседними областями многообразны, поскольку топография поля 19 представляет собой кольцо, границы которого соприкасаются с многими формациями: с задним отделом лимбической области (поле 31¹), нижней теменной областью и височно-теменно-затылочной подобластью, а также верхней теменной областью с ее филогенетически новыми теменно-затылочными подполями 7_s и 7_a.

В соответствии с этим характер границ затылочной области с другими областями коры весьма различен. Если с лимбической областью граница во всех возрастах ясная и почти не имеет переходных участков, то границы с филогенетически новыми формациями с возрастом, особенно в постнатальном периоде, становятся менее отчетливыми, вследствие появления между полями участков коры, имеющих смешанное строение.

Количественные показатели роста коры затылочной области в процессе развития изменяются. Соотношение величины поверхности коры затылочной области к величине поверхности всего полушария на протяжении внутриутробного развития колеблется весьма незначительно. В пренатальном периоде (от 5 лунных месяцев до рождения) величина поверхности затылочной области составляет от 13 до 15% поверхности всего полушария. В различных возрастах постнатального периода этот показатель в основном равен 13,5%, что соответствует показателю его у взрослого. Такие постоянные взаимоотношения величины поверхности области с величиной поверхности всего полушария свидетельствуют о ранней стабилизации относительного размера затылочной области. Рост же абсолютных размеров области, как и всего мозга, продолжается вплоть до взрослого состояния.

Размеры величины поверхности коры всей затылочной области от 5 лунных месяцев до новорожденного увеличиваются в абсолютных цифрах приблизительно в 6 раз. Величина поверхности коры затылочной области от рождения до взрослого увеличивается примерно в 4½ раза. В 5 лунных месяцев затылочная область составляет лишь 14,2%, а к 9 лунным месяцам она достигает уже 73,5% величины поверхности затылочной области новорожденного.

Величина поверхности затылочной области у плода 6 лунных месяцев равна 6,1%, а у новорожденного — 20,5% величины поверхности затылочной области взрослого.

К двум неделям жизни величина поверхности затылочной области составляет 33,5%, к 2 годам — 71,5%, а к 7 годам — 83,5% величины поверхности затылочной области взрослого. Таким образом, наиболее интенсивный рост поверхности коры затылочной области после рожде-

ния падает
медленными
К моменту
поверхности
ласти у нов
ной области
ности нижн
этой област
ности верхн
денного бли
Величин
а на 9-м лу
у новорожд
По отн
в 5 лунных
а у новоро
Уже че
равна 44,5%
у взрослого
затылочной
Относи
онтогенеза
у новорожд
поверхности
сительных
ности всего
генезе, пов
логенезе, о
также про
низших к в
Величин
только 24,
9-м лунно
В 6 л
у взросло
18,4%. К
у взросло
Отно
всего пол
5,7%, ка
или сниж
Увел
жаются и
Нар
коры, д
свидетел
месяцев
периода
7

ния падает на первые два года жизни, ■ дальнейшем сменяясь более медленными темпами.

К моменту рождения затылочная область несколько обгоняет рост поверхности других областей. Так, величина поверхности лобной области у новорожденного равна лишь 13,0% величины поверхности лобной области у взрослого (Е. П. Кононова, гл. IX), величина поверхности нижней теменной области составляет 14% величины поверхности этой области у взрослого (И. А. Станкевич, гл. VI), величина поверхности верхней теменной области (В. М. Минаева, гл. VII) у новорожденного близка к показателям роста поверхности затылочной области.

Величина поверхности поля 17 в 5 лунных месяцев равна 22,0%, а на 9-м лунном месяце — 93,3% величины поверхности этого же поля у новорожденного.

По отношению к мозгу взрослого величина поверхности поля 17 в 5 лунных месяцев составляет 5,0%, в 6 лунных месяцев — 9,8%, а у новорожденного — 23,0%.

Уже через 2 недели после рождения величина поверхности поля 17 равна 44,5%, а к 2 годам — 86,0% величины поверхности этого поля у взрослого, обгоняя, таким образом, показатели величины поверхности затылочной области в целом.

Относительная величина поля 17 в течение пре- и постнатального онтогенеза уменьшается. Если в 6 лунных месяцев она составляет 5,2%, у новорожденного — 4,1%, то у взрослого она равна 3,0% величины поверхности всего полушария. Эта закономерность — снижение относительных размеров величины поверхности поля 17 к величине поверхности всего полушария и даже области в целом, выявленная в онтогенезе, повторяет закономерность развития затылочной области в филогенезе, описанную И. Н. Филимоновым (1933) в ряду приматов, где также происходит постепенное снижение относительных размеров от низших к высшим.

Величина поверхности поля 18 в 6 лунных месяцев составляет только 24,8% величины поверхности этого поля у новорожденного, на 9-м лунном месяце — 69,7%, отставая, таким образом, от поля 17.

В 6 лунных месяцев отношение к величине поверхности поля 18 у взрослого составляет лишь 4,5%, а у новорожденного оно равно 18,4%. К двум неделям жизни поле 18 составляет 26,5% поля 18 у взрослого, а к 7 годам эти отношения уже равны 70,5%.

Отношение величины поверхности поля 18 к величине поверхности всего полушария в 6 лунных месяцев равно 4,0%, у новорожденного 5,7%, как у взрослого. Таким образом, здесь нет такого нарастания или снижения величины показателей, как для поля 17.

Увеличение поверхности поля 19 происходит почти параллельно увеличению поверхности поля 18. Рост поверхности поля 19 продолжается и после рождения, достигая к 2 годам 77%.

Наряду с количественными показателями затылочной области коры, динамика развития поверхности коры всего полушария в целом свидетельствует о значительном росте поверхности коры от 5 лунных месяцев до рождения, продолжающемся и в течение постнатального периода.

Наружное коленчатое тело

В процессе пренатального развития наружного коленчатого тела можно выделить 2 периода. Первый период — от 2 до 5 лунных месяцев, в течение которого из общей с подушкой зрительного бугра закладки обособляется наружное коленчатое тело и наряду со своим образом клеточной дифференцировки (расположение зародышевых клеток параллельными рядами) происходит его дислокация — из дорсального сначала в латеральное, а затем к 5 лунным месяцам в вентро-медиальное положение. В течение этого периода обнаруживается также некоторое его смещение в каудальном направлении, вследствие увеличения размеров подушки зрительного бугра. В 4 лунных месяца около наружного коленчатого тела заметно образование поля Вернике. В этом периоде отчетливо видно разделение наружного коленчатого тела на две части: дорсальную, основную и вентральную, связанную по своему происхождению с вентральным таламусом.

Во втором периоде — от 5 лунных месяцев до рождения дорсальное наружное коленчатое тело принимает вентро-медиальное положение. Между 5-м и 6-м лунными месяцами (рис. 51, а и б) начинается разделение наружного коленчатого тела на слои, что становится более заметно в 6 лунных месяцев. Уместно напомнить, что разделение на слои корковой пластинки, особенно в поле 17, начинается примерно в этом же возрасте.

Между 6-м и 7-м лунными месяцами в нижней части наружного коленчатого тела появляются более крупные элементы — будущие крупноклеточные слои. Этот факт также в известной мере совпадает с появлением в слое V поля 17 крупных клеток (солитарных клеток Мейнерта). Начиная с 5 лунных месяцев, вокруг латеральной поверхности зрительного бугра, его подушки и местами вокруг коленчатого тела появляется узкая полоска клеток ретикулярной зоны, отделяющая эти образования от внутренней сумки полушарий большого мозга. Она становится более четко выраженной на 7-м лунном месяце и сохраняется вплоть до взрослого. В течение 8 и 9 лунных месяцев наружное коленчатое тело увеличивается в объеме, становятся хорошо выраженными четыре мелкоклеточных и два крупноклеточных его слоя. В мозгу новорожденного (рис. 51, в) клетки в наружном коленчатом теле располагаются более редко, чем в более ранних возрастах. Уже хорошо выражены все его слои и ретикулярная зона зрительного бугра.

В третьем, постнатальном, периоде развития наружного коленчатого тела (от момента рождения и до взрослого состояния) продолжается дальнейшая дифференцировка и разрежение клеточных элементов этого образования. Увеличивается его протяженность и размеры поверхности.

К 7 годам дифференцировка клеточных элементов наружного коленчатого тела в основном завершена. Отчетливо видны все слои, хорошо выделяются 2 крупноклеточных слоя, а также крупные клетки и мелкоклеточных слоев. Рост поверхности наружного коленчатого тела наблюдается и в более поздних возрастах. Все это свидетельствует

о продолжающемся развитии подкорковых образований зрительного анализатора вплоть до взрослого состояния.

Протяженность наружного коленчатого тела в 4 лунных месяца равна 2,5 мм, в 5 лунных месяцев — 3,5 мм, к 6 — 4,0 мм, у новорожденного — 6 мм, в 2 года — 7,0 мм, в 7 лет — 7,5 мм, у взрослого — 8,0 мм.

Величина поверхности наружного коленчатого тела в 5 лунных месяцев составляет 22,1% величины поверхности его у взрослого, на 9-м лунном месяце — 36,4%, у новорожденного — 46,0%. После рождения величина поверхности наружного коленчатого тела быстро увеличивается, составляя к 2 годам 73,9%, а в 7 лет — 95,3% величины поверхности его у взрослого.

В течение пренатального онтогенеза показатели роста поверхности наружного коленчатого тела в известной степени опережают показатели роста поверхности поля 17. К моменту рождения величина поверхности наружного коленчатого тела составляет 46,0% величины поверхности его у взрослого, в то время как величина поверхности поля 17 — только 23,0% величины поверхности этого поля у взрослого. К одному году жизни показатели величины поверхности наружного коленчатого тела и поля 17 выравниваются, составляя 68,0% величины поверхности этих образований у взрослого. В дальнейшем темпы роста поверхности коры поля 17 обгоняют рост поверхности наружного коленчатого тела (в 2 года наружное коленчатое тело — 73,9%, поле 17 — 86,0% этих образований у взрослого).

Таким образом, в пренатальном онтогенезе отмечается относительно более интенсивный рост величины поверхности наружного коленчатого тела по сравнению с ростом величины поверхности поля 17 и замедление его темпов после рождения, что свидетельствует о более раннем включении этого образования в деятельность зрительного анализатора.

В литературном обзоре уже указывалось, что имеется ряд спорных вопросов как о развитии вентральной части наружного коленчатого тела, так и о происхождении предколенчатого ядра и их взаимосвязи.

По нашим данным, в первом периоде развития наружного коленчатого тела отчетливо видно деление его на 2 части: большую дорсальную и меньшую вентральную. В 3 лунных месяца вентральная часть наружного коленчатого тела отделяется от дорсальной белой прослойкой (рис. 52, а), располагаясь в ростральных отделах наружного коленчатого тела над ножками мозга в виде «шапочки». Эти образования связаны клеточными тяжиками с зона incerta. Со 2-й стадии внутриутробного развития, в 5 лунных месяцев, когда дорсальная часть наружного коленчатого тела принимает свое обычное вентральное положение, вентральное наружное коленчатое тело почти не выражено. Между 5-м и 6-м лунными месяцами над дорсальным наружным коленчатым телом (рис. 52, б), в его ростральных отделах, появляется группа мелких, бледноокрашенных ретикулярного типа клеток, имеющая весьма незначительное каудо-ростральное протяжение (1—2 мм). Она и образует предколенчатое ядро. В дальнейшем, до рождения и у новорожденного предколенчатое ядро хорошо выражено над

дорсальным наружным коленчатым телом, ■ его ростральных отделах. Оно всегда связано с клеточными массами zona incerta, расположено над ножками мозга и имеет небольшое протяжение. После рождения предколенчатое ядро постепенно увеличивается в размерах. В мозгу 7-летнего ребенка (рис. 52, в) отчетливо видно, как предколенчатое ядро, располагаясь над капсулой наружного коленчатого тела и над ножкой мозга, переходит в zona incerta.

На основании изучения различных периодов онтогенеза (от 2 лунных месяцев до рождения и от рождения до взрослого) можно присоединиться к точке зрения тех авторов (И. Е. Пригоников, 1949; Поляк, 1957), которые считают предколенчатое ядро производным вентральной части наружного коленчатого тела, т. е. связанным по происхождению с вентральным таламусом. И то и другое образование располагается в ростральных отделах наружного коленчатого тела, лежит над ножками мозга и клеточными тяжиками соединено с zona incerta. Изменение положения обоих образований в процессе развития определяется дислокацией всего наружного коленчатого тела. В результате этого предколенчатое ядро оказывается лежащим дорсо-медиально над наружным коленчатым телом.

Подушка зрительного бугра

Подушка зрительного бугра развивается как одно из его ядер, при этом филогенетически наиболее молодое. В 3 лунных месяца (см. рис. 52, а) видно, что дорсально подушка зрительного бугра еще не отделилась от наружного коленчатого тела, в то время как латерально ясно видна белая прослойка, отделяющая наружное коленчатое тело от других ядер зрительного бугра.

В 4 лунных месяца (рис. 53, а) над хорошо обособленным наружным коленчатым телом видна группа клеток, расположенных в виде клюва, относящихся к задним отделам подушки.

В 6 лунных месяцев (рис. 53, б) в подушке зрительного бугра на фоне плотного расположения зародышевых клеток выделяются три клеточные группы. Латеральная часть подушки складывается ■ горизонтальные клеточные тяжики, ■ медиальной части видно более густое расположение клеток. Вентральная (нижняя) группа отличается по форме клеток, они многоугольны, похожи на клетки ретикулярной формации. Более рострально все группы клеток подушки зрительного бугра выделяются не так отчетливо. Границы с другими ядрами зрительного бугра стерты. Дальнейшее развитие подушки зрительного бугра в пренатальном периоде характеризуется не только ростом объема всего образования и особенно его задней части, но и смещением его в каудальном направлении, в связи с ростом всех ядер зрительного бугра. Вследствие этого подушка зрительного бугра заканчивается в ростральном отделе раньше, чем исчезает наружное коленчатое тело, продвинувшееся кпереди больше, чем подушка. В 5—6 лунных месяцев вокруг подушки, так же как и вокруг латерального ядра зрительного бугра, располагаются клетки ретикулярной зоны.

У новорожденного подушка зрительного бугра представляется значительно более развитой, чем на предыдущих стадиях. Клетки имеют более зрелый вид, хотя встречается еще много клеток пузырькообразной формы. Различия строения в разных частях подушки в этом возрасте хорошо заметны. В вентральной (нижней) группе клетки угловаты, в медиальной — они круглые, плотно прилежат друг к другу, в латеральной — более мелкие, круглые, располагаются горизонтально лежащими параллельными тяжиками. Ростральные границы подушки не резкие.

В постнатальном периоде подушка зрительного бугра продолжает увеличиваться в объеме, клетки ее, как и в других образованиях, располагаются значительно реже, клеточные группы (вентральная, медиальная и латеральная), вследствие этого, не всегда отчетливо выражены.

В возрасте 2 лет (рис. 53, в) каудальная часть подушки, свободно нависающая над средним мозгом, значительно увеличивается в объеме, так же как и все образование в целом. Клетки становятся более дифференцированными, расположенными более редко, чем в предыдущих возрастах. В средней части подушки можно выделить все три группы.

К 7 годам строение подушки приближается к строению ее у взрослого, хотя общий объем всего образования еще не достигает полной величины.

При сопоставлении особенностей развития подушки зрительного бугра с развитием наружного коленчатого тела не удается установить таких четких периодов развития, как в последнем. Можно лишь отметить, что первый период развития подушки соответствует этому же периоду развития наружного коленчатого тела, так как оба образования развиваются из общей закладки. В дальнейшем развитие подушки не имеет четких стадий, за исключением общих для всех образований изменений после рождения (увеличение объема, разрежение клеточных элементов).

Переднее двухолмие

Переднее двухолмие выделяется рано в пренатальном онтогенезе. Уже в 4 лунных месяца намечается разделение его на 7 слоев (рис. 54, а), присущих мозгу взрослого (Блуменау, 1925, Е. П. Кононова, 1955). Три серых слоя являются клеточными слоями, остальные — волокнистыми. Можно отметить, что в этом периоде не все серые слои выражены достаточно отчетливо, слой 4 (серый), функционально связанный с корой, представляет собой обширное скопление темноокрашенных зародышевых клеток, слой 5 неясно отграничен от слоев 4 и 6. В слое 6 видно расположение клеток дугообразными рядами, так же как в слое 7 — дугообразно расположены волокна. Слой 7 хорошо отделен от центрального серого вещества, спайка переднего двухолмия выражена слабо.

К 6 лунным месяцам (рис. 54, б) переднее двухолмие увеличивается в объеме, клетки располагаются несколько менее компактно, слои выражены довольно отчетливо. Хорошо выражены слои 2 и 4. Слой 3 не широк, нерезко выделяется между слоями 2 и 4. В слое 4

можно видеть отдельные крупные элементы — зачатки будущих крупных клеток. Слой 5, наряду с волокнистыми структурами, заполнен клеточными элементами. Слой 6 имеет хорошо выраженные дугообразные ряды клеток, как бы повторяющие ход волокон слоя 7. Последний резко отделен от центрального серого вещества.

В дальнейшем, вплоть до рождения, происходит увеличение общих размеров переднего двухолмия и постепенная дифференцировка клеточных элементов.

В постнатальном периоде продолжается абсолютный рост переднего двухолмия. Клетки постепенно достигают своей окончательной дифференцировки. В этом периоде отчетливо заметно многообразие форм клеток переднего двухолмия (в различных слоях).

В возрасте 7 лет (рис. 54, в) переднее двухолмие представляет объемистое образование, с разнообразным клеточным составом. Отчетливо выделяются крупные клетки в слоях 4 и 6. Разделение на слои слабее, чем в пренатальном периоде, вследствие более редкого расположения клеточных элементов.

В постнатальном периоде происходит значительное увеличение объема переднего двухолмия и дальнейшее формирование клеточных элементов.

В общем, формирование слоев в переднем двухолмии начинается раньше (в 4 лунных месяца), чем в наружном коленчатом теле (в 5 лунных месяцев) и особенно в коре затылочной области (на 6-м лунном месяце).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологические особенности развития корковых и подкорковых образований зрительного анализатора связаны с особенностями его функции. Зрительный анализатор человека начинает функционировать почти непосредственно после рождения. К этому времени, как показывают наши исследования и исследования других авторов, его строение в значительной степени подготовлено к деятельности. Дальнейшее развитие коркового конца и подкорковых отделов зрительного анализатора в периоде после рождения свидетельствует об усложнении морфологической структуры анализатора под влиянием внешней среды.

В процессе формирования полушария в пренатальном периоде отмечается неодновременная закладка борозд затылочной области (раньше других — шпорная борозда), наличие всех борозд к моменту рождения и постепенное, но более замедленное углубление и усложнение их строения в постнатальном периоде.

Образование слоев в коре затылочной области, как и в большинстве областей коры, начинается в 6 лунных месяцев, к моменту рождения кора затылочной области имеет все основные цитоархитектонические признаки, с выраженными особенностями каждого поля.

Начало образования слоев (в 6 лунных месяцев) является началом обособления полей затылочной области. Образование подполей происходит значительно позднее — на 10-м лунном месяце и в некоторых случаях и после рождения. В течение пре- и постнатального периода наблюдается постепенный рост ширины коры. К моменту

рождения ширина коры достигает примерно 50% ширины коры взрослого. Ширина коры полей 18 и 19, в начале развития равная ширине коры поля 17, в первые месяцы после рождения превышает ширину последнего. Увеличение ширины коры полей 18 и 19 идет, главным образом, за счет слоя III. Особенное ускорение роста ширины наблюдается после рождения. Уже через 2 недели после рождения большая плотность клеток, свойственная пренатальному периоду (вследствие чего кора имеет темный «зародышевый» вид), сменяется более разреженным расположением клеточных элементов. Последнее обусловлено усиленным ростом и усложнением ветвления дендритных и аксональных окончаний нейронов, что связано с началом функционирования анализаторов.

Клеточные элементы в различных полях затылочной области и их слоях развиваются неравномерно. В поле 17 раньше других (на 7-м лунном месяце) формируются солитарные клетки Мейнерта в слое V, позже (на 9-м лунном месяце) — крупные звезды Кахала в подслое IVb. В полях 18 и 19 раньше формируются клетки слоя V, позже клетки слоя III. Пирамидную форму клетки слоя III приобретают к моменту рождения и лишь к одному году жизни достигают величины крупных клеток слоя V, однако не достигая еще величины их у взрослого.

Границы между полями затылочной области (как и в ряде других областей) в процессе онтогенеза претерпевают известные изменения. Неясно выраженные в первые периоды формирования слоев (6—7 лунных месяцев) они становятся более отчетливыми к моменту рождения. После рождения резкость границ снова постепенно ступшевывается, но теперь уже вследствие появления между полями смешанных пограничных участков. Поскольку затылочная область соприкасается со многими формациями, характер границ ее полей весьма различен. Наиболее четки границы во всех возрастах с *praesubiculum* (периаархикортекс), наименее отчетливы с филогенетически новыми полями (полем 37 височно-теменно-затылочной подобласти и полем 39 нижней теменной области).

В течение пре- и постнатального онтогенеза увеличиваются и абсолютные и относительные размеры поверхности коры затылочной области и ее полей. Величина поверхности затылочной области составляет 13—14% поверхности всего полушария, как и у взрослого. В то же время другие новые филогенетические области продолжают расти в относительных размерах и после рождения и достигают соотношений взрослого лишь в более поздние сроки постнатального онтогенеза.

Также нужно отметить уменьшение относительных размеров затылочной области в целом и особенно поля 17 при продолжающемся росте абсолютных размеров. Как уже упоминалось, эти закономерности, выявленные в онтогенезе человека, повторяют закономерности филогенеза.

Развитие отдельных полей затылочной области идет неравномерно. Поле 17 развивается несколько раньше полей 18 и 19, приближаясь по размерам поверхности к взрослому уже к 4 годам, в то время как поля 18 и 19 достигают этих соотношений лишь к 7 годам. Наиболее интенсивный рост поверхности коры затылочной области (как и ряда

других областей) происходит в течение первых двух лет жизни. В дальнейшем рост поверхности коры несколько замедляется. Неравномерность развития различных полей затылочной области, отдельных слоев и клеточных элементов, видимо, свидетельствует о различии их роли в зрительном акте в различные периоды постнатальной жизни.

Сопоставление развития структуры коркового конца зрительного анализатора и его подкорковых отделов в разные периоды пре- и постнатальной жизни позволяет установить, наряду со специфическими его особенностями, и общие закономерности.

Так, можно отметить, что формирование слоев в коре затылочной области, в частности в поле 17 и в наружном коленчатом теле, происходит почти одновременно — между 5-м и 6-м лунными месяцами, но в наружном коленчатом теле несколько раньше, а в поле 17 — несколько позже. Также почти одновременно (на 6—7-м лунном месяце) происходит выделение крупноклеточных слоев наружного коленчатого тела и появление крупных клеток в слое V поля 17. Отмечается более интенсивный рост поверхности наружного коленчатого тела по сравнению с ростом поверхности поля 17 в пренатальном периоде и замедление его роста после рождения, что может свидетельствовать о более раннем включении наружного коленчатого тела в деятельность зрительного анализатора.

Эти и другие общие особенности указывают на тесную взаимозависимость между развитием поля 17 (центральной части коркового конца зрительного анализатора) и наружного коленчатого тела (подкоркового отдела этого анализатора). В развитии полей 18 и 19, так же как и подушки зрительного бугра, не выявляется таких прямых соотношений, что, видимо, связано с функциональными своеобразиями этих образований, участвующих в более сложных сторонах деятельности зрительного анализатора.

Формирование предколенчатого ядра является сложным процессом и связано с филогенетическими сдвигами положения наружного коленчатого тела в целом. Связь предколенчатого ядра с зоной *incerta*, ретикулярный характер клеток самого предколенчатого ядра позволяет отнести его к так называемым неспецифическим образованиям зрительного анализатора. Предполагают участие его в различных сторонах деятельности зрачкового рефлекса и адаптационных функциях.

В развитии переднего двухолмия можно отметить очень раннее появление слоистости, уже в 4 лунных месяцах видны все основные слои. В дальнейшем отмечается дифференцировка клеточных элементов и рост общего объема образования. Какой-либо ясно выраженной взаимозависимости развития этого образования с другими подкорковыми образованиями или с корой затылочной области отметить не удастся.

Значительный рост ширины коры затылочной области, поверхности полей, объема наружного коленчатого тела и подушки зрительного бугра, а также развитие клеточных элементов этих образований, происходящие в первый год жизни, свидетельствуют о влиянии деятельности зрительного анализатора на формирование его структур.

Дальнейшее развитие строения коркового конца зрительного анализатора, особенно в течение второго года жизни, можно связать с усложнением его условнорефлекторной деятельности и включением второй сигнальной системы. Продолжающийся рост поверхности коры и дифференцировка ее клеточного строения между 4-м и 7-м годами жизни также обусловлены развитием функции зрительного анализатора, участвующего в выработке условных рефлексов на все более сложные зрительные раздражители, особенно в период перехода ребенка к школьному обучению (выработка условных рефлексов на буквы — сочетание их при чтении, письме и т. п.).

По данным клеточного развития можно заключить, что корковый конец зрительного анализатора формируется несколько позднее двигательного и кожного, почти одновременно со слуховым и верхней теменной областью, имеющей отношение к кожному анализатору. В то же время он значительно обгоняет развитие таких филогенетически новых областей, как нижняя теменная и лобная. Это можно связать с тем, что зрительный анализатор начинает функционировать непосредственно после рождения.

Глава V

ВИСОЧНАЯ ОБЛАСТЬ. ВНУТРЕННЕЕ КОЛЕНЧАТОЕ ТЕЛО, СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Работы Феррье (Ferrier, 1873), Мунка (Munk, 1881), Гольца (Coltz, 1881), В. М. Бехтерева (1899, 1907) выявили сложные принципы локализации анализа и синтеза слуховых ощущений в коре больших полушарий мозга человека.

По многим клиническим и экспериментальным данным основной поток слуховой афферентации направляется к клеточным структурам верхней височной извилины мозга. Однако в этом вопросе имеются и значительные разногласия между авторами. Так, Монаков (1905) и Дежерин (Dejerine, 1895—1901) считали, что вся кора височной доли имеет прямое отношение к восприятию звуковых импульсов, а другие авторы (Флексиг — Flechsieg, 1901; Ниссль — Nissl, 1915; Ниссль фон Мейндорф — Niessl von Mayendorf, 1911; Пфейфер — Pfeifer, 1925) полагали, что только извилина Гешля является местом окончания афферентов из слуховых подкорковых образований.

На основании эмбриологических исследований мозга человека В. М. Бехтерев (1885) установил, что волокна улиткового нерва заканчиваются большей частью в переднем ядре слухового нерва. Волокна слухового пути, начинающиеся от ядер слухового нерва, частично перекрещиваются и, прерываясь в ядре трапециевидного тела, верхней оливой и ядре боковой петли, проходят в составе боковой петли, отдавая ответвления к заднему двухолмью, и проходят через нижнюю ручку во внутреннее коленчатое тело. Далее волокна направляются кнаружи от заднего края чечевицеобразного ядра и оканчиваются в верхней височной извилине. Изучая ход и окончание центрального слухового нейрона, Флексиг (1886—1908) пришел к выводу, что передняя поперечная височная извилина представляет собой проекцию внутреннего коленчатого тела. Слуховые волокна входят в кору неравномерно. Наибольшее количество слуховых афферентных волокон получают внутренней 2/3 передней поперечной височной извилины. Наружная треть той же извилины получает значительно меньше слуховых волокон.

Вторичное перерождение клеток внутреннего коленчатого тела, по исследованиям Монакова (1895), наступало при незначительном разрушении верхней височной извилины и не наступало при поражении средней, нижней и веретенообразной извилин.

Топография центрального слухового пути у человека детально была изучена Е. А. Вендеровичем (1916), который показал, что центральный слуховой путь из внутреннего коленчатого тела направляется сначала между треугольным полем Вернике и задним бедром внутренней сумки, затем проходит в зачечевичном отделе внутренней сумки кверху и заканчивается в глубине сильвиевой ямки. Даже самые длинные слуховые волокна не достигают свободной боковой поверхности полушария.

А. С. Арутюновой (1956) было изучено вторичное перерождение клеток внутреннего коленчатого тела при очаговых опухолевых поражениях различных отделов височной доли. Полученные данные приводят к выводу, что центральный слуховой путь у человека оканчивается в пределах верхней височной извилины, в тех ее отделах, в которых располагаются поля 41, 42, 41/42 и отчасти поле 22.

Основным центробежным трактом височной области является пучок Тюрка (височно-мостовой тракт), главная масса волокон которого берет начало в средней и нижней височных подобластях (Дежерин, 1901; Кросби — Crosby, 1956; Локард — Lockard, 1948; Грин — Green, 1957; Лемнен — Lempen, 1951). Имеются также и височно-таламические системы связей. По мнению М. Ю. Рапопорта (1948), височно-мостовые и височно-таламические пути связывают кору височной области с координационными экстрапирамидными и мозжечковыми системами. По данным Ф. А. Бразовской (1951), височно-мостовой путь берет начало на нижней части височного полюса. Основная его часть начинается от корковых клеток поля 20. Кросби (1956) показала, что средняя часть височной доли посылает нисходящие волокна к скорлупе, к покрышке среднего мозга и к красному ядру.

Таким образом, и ранними, и новейшими исследованиями установлено наличие собственных эфферентных путей, идущих от коры височной области.

Ассоциативные связи височной области обширны. Поле 22 имеет транскортикальные связи с полями коркового ядра двигательного анализатора (особенно с полем 4), а также с полями кожного анализатора (3, 1, 2 и 5). Поля лобной доли связаны с полями 21 и 20 височной области своей стороны (Иенсен — Jansen, 1937). Внутри самой височной области наблюдаются богатые связи между полем 41 и полями 21 и 22 (Локард, 1948).

Клиническая симптоматика поражений височной доли представлена в литературе достаточно широко. Симптомами поражения височной доли являются, главным образом, сенсорная и амнестическая афазия, слуховые нарушения, корковая глухота при двустороннем разрушении височной доли, психические изменения, ослабление зрения, обонятельные, вкусовые, зрительные и слуховые галлюцинации, эпилептические припадки со своеобразной аурой, вестибулярные и двигательные нарушения, гемипарезы.

Височная область является по своим физиологическим характеристикам сложно дифференцированным образованием. Однако основная ее функция имеет отношение к слуховому анализу и синтезу в различных формах. С одной стороны, это проекционный анализ в центральных полях анализаторов (поле 41 и 22), а с другой — установление ассоциаций слуховых и зрительных образов, хранение различного рода слуховых впечатлений и т. п. (средняя и нижняя подобласти и задний отдел височной области).

Наконец в височной области, как, видимо, и во всякой другой области мозга, имеется представление висцерального анализатора (поле 20, височный полюс).

Для правильного понимания функционального значения височной области, несомненно, имеют значение физиологические особенности слухового анализатора, формирующиеся в процессе онтогенеза. Роль слухового анализатора в развитии ребенка очень велика, так как именно при помощи слуха ребенок начинает воспринимать речь взрослых и под влиянием этой импульсации у него формируется вторая сигнальная система.

Изучение условных рефлексов, биоэлектрических явлений и ориентировочной реакции позволяет объективно наблюдать онтогенетическую эволюцию функций в связи с дифференцированием нервных клеток, развитием их отростков, деталей внутриклеточной структуры и формированием цитоархитектоники коры большого мозга. Н. И. Касаткин (1948) отметил более раннее функциональное созревание слухового анализатора по сравнению с зрительным.

По данным С. Л. Левина (1935), А. И. Марусевой (1956), М. В. Тимофеева и А. Д. Когана (1954), в постнатальном онтогенезе происходит закономерное улучшение остроты слуха.

Некоторые новые данные о становлении слуховой функции представили А. И. Бронштейн, Т. Г. Антонова и др. (1958). Было показано, что у новорожденных имеется реакция на звук в виде прекращения сосательных движений. Многие новорожденные дети отличают высоту и тембровые окраски звука. Слуховой анализатор оказался наиболее стабильным в отношении сохранения реакций по сравнению с другими анализаторами.

На большое значение слухового анализатора в становлении речи указывает ряд авторов — Н. И. Красногорский (1939, 1948), А. Г. Иванов-Смоленский (1935), М. М. Кольцова (1953), Т. А. Власова (1954), М. В. Тимофеев и А. Д. Коган (1954), Коган (1955).

Большой интерес представляет изучение электрической активности различных областей коры мозга в разные периоды жизни. Н. С. Мирзоянц (1958) отмечает возникновение регулярных ритмов в лобной и височной областях к 4-м месяцам жизни. В процессе дальнейшего развития увеличение частот в этих областях происходит слабее, чем в центральной и затылочной областях коры большого мозга. Эти показатели отражают рост функциональной подвижности нейронов коры мозга в процессе развития.

Динамика функциональных особенностей органически связана со структурными изменениями и дифференциацией коры височной области.

Еще в 1882 г. В. А. Бец отметил, что строение коры височных извилин отличается наличием мелких клеток в слое III и интенсивным развитием слоя веретенообразных клеток. При изучении цитоархитектоники височной области Кемпбелл (Campbell, 1905) объединил среднюю и нижнюю височные извилины с нижней теменной долькой в одно поле. Бродман (1909) описал топографию 9 полей в височной области, а Экономо и Коскинас (Economo, Koskinas, 1925) в височную область включили только передний ее отдел, кора заднего отдела височной доли была ими объединена с корой теменной области. И. А. Станкевич и Ю. Г. Шевченко (1935) установили отчетливые критерии, позволяющие отделить нижнюю теменную область от височной. С. М. Блинковым (1936, 1938, 1940) дана классификация полей и подполей височной области мозга взрослого человека, основанная на изучении вариабельности строения коры и выявлении стабильных дифференциальных признаков различных структур. В височной области им выделены передний и задний отделы. В переднем отделе височной области выделено 3 подобласти: верхняя, средняя и нижняя (базальная). Задний отдел височной области занимает височно-теменно-затылочная подобласть.

Онтогенез коры большого мозга от 2 до 6 месяцев внутриутробной жизни был изучен Г. И. Поляковым (1935, 1936, 1937). Обособление височной области происходит у эмбриона 12—16 недель одновременно с образованием силвиевой борозды. От 16 до 24 недель височная область подразделяется на дорсальный и вентральный комплексы. К 22 неделям происходит обособление средней и височно-теменно-затылочной подобластей.

Альдама (1930) при сравнении структуры коры височной области у ребенка 11 месяцев с корой мозга ребенка 5 лет обнаружил, что она отличается меньшей шириной и более густым расположением клеток. Конел (1941, 1951) в коре височной области у ребенка в возрасте 1, 3 и 6 месяцев выделил все поля, описанные Экономо у взрослого. При изучении онтогенеза структуры внутреннего коленчатого тела в нем выделены различные ядра. Малоне (Malone, 1910) в своей работе о ядрах межучного мозга у человека выделил во внутреннем коленчатом теле два ядра: вентральное, которое состоит из крупных полигональных клеток, и дорсальное, расположенное кзади и кнутри от вентрального и состоящее из менее густо лежащих гипохромных полигональных клеток.

Цитоархитектонику внутреннего коленчатого тела у эмбрионов человека исследовал И. А. Сосновик (1949). По его данным, внутреннее коленчатое тело впервые выявляется у зародыша 2 см длины, а у зародыша 8 см оно уже представляет полукруглое выпячивание на боковой поверхности среднего мозга. Обособление отдельных клеточных ядер Сосновик описал у зародышей 44 см длины. Он выделил дорсальное ядро, состоящее в основном из крупных густо расположенных клеток, каудовентральное ядро, состоящее из небольших редко расположенных клеток, и латеральную клеточную группу, состоящую из крупных густо расположенных звездчатых и полигональных клеток. У взрослого человека выделяется два ядра: вентральное и дорсальное. И. А. Сосновик описал еще боковую клеточную группу, состоящую из более крупных клеток.

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

В пределах височной области, если не считать ринальной борозды, раньше других возникает сильвиева борозда, которая выявляется в 3 лунных месяца. На 7-м лунном месяце одновременно появляются верхняя височная борозда, вторая поперечная височная борозда и коллатеральная борозда. К периоду рождения все извилины височной доли представлены со всеми их подразделениями и переходными извилинами, свойственными взрослому человеку.

ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА

Верхняя височная подобласть¹

Верхняя височная подобласть располагается на верхней височной извилине от височного полюса до уровня заднего конца задней горизонтальной ветви сильвиевой борозды.

Верхняя височная подобласть подразделяется на шесть полей (С. М. Блинков, 1940). Внутреннее поперечное височное поле (41) располагается на внутреннем углу задней трети извилины Гешля. Наружное поперечное височное поле (42) полукольцом окружает поле 41. Заднее поперечное височное поле 41/42 находится в самом заднем отделе извилины Гешля. Паранисулярное поле 52 занимает часть полярного отдела *planum temporale*. Верхнее височное поле 22 располагается на свободной поверхности верхней височной извилины. Полярное височное поле 22/38 занимает самое переднее положение.

На 5-м лунном месяце корковая пластинка подразделяется на верхний более густоклеточный и нижний менее густоклеточный этажи. Далее намечается деление на слои.

Поле 41. Одновременно с обособлением извилины Гешля на 7-м лунном месяце начинают выявляться цитоархитектонические признаки поля 41 (рис. 55, а).

На 8-м лунном месяце в поле 41 можно выделить подполя 41с, 41b, 41bc. На 10-м лунном месяце выявляются единичные пирамидные клетки в слое V. Ко времени рождения поле 41 приобретает сходство с полем 41 взрослого по своей мелкоклеточности, просветлению слоя V и наличию в нем единичных крупных пирамидных клеток (рис. 55, б). До 2 недель жизни в нем сохраняется особая густоклеточность слоя II, характерная для эмбриональной коры. У ребенка 2½ месяцев впервые выявляются единичные крупные клетки звездчатой формы в слоях III, IV, V. У годовалого ребенка стирается четкость границ между слоями II, III, IV (рис. 55, в). У 2-летнего ребенка продолжается рост ширины коры, характерная ступенчатость границ между слоями II, III и IV, свойственная полю 41 взрослого, становится еще более заметной (рис. 55, г). У 7-летнего ребенка, как и у 2-летнего, еще сохраняется меньшая

¹ Верхняя височная подобласть исследована А. С. Арутюновой.

ширина коры и меньшая величина клеток по сравнению со стадией взрослого, хотя общая структура поля уже соответствует структуре этого поля взрослого человека (рис. 55, д).

Поле 22. На боковой поверхности верхней височной подобласти характерные черты корковой структуры поля 22 к 6 лунным месяцам еще не выделяются (рис. 56, а). Первые признаки поля 22 устанавливаются позднее, чем признаки поля 41. На 8-м лунном месяце появляется колонкообразное расположение клеток в слоях III и IV. На 9-м лунном месяце вместе с возникновением более отчетливых границ поля 22 обнаруживаются единичные пирамидные клетки в слоях III и V. У новорожденного клетки имеют правильную пирамидную форму, их расположение приобретает вид равномерной радиальной исчерченности, проходящей через слои III и IV (рис. 56, б). К 5 месяцам жизни слой II теряет особо густоклеточный характер и расширяется. К 1-му году кора поля 22 уже не имеет эмбрионального характера (особой густоклеточности слоев II, IV и VI). Вследствие увеличения размеров клеток слоя III возможно подразделение его на подслои III¹⁻² и подслои III³ (рис. 56, в). К 2 годам поле 22 по форме клеток и по густоте их распределения мало отличается от поля 22 взрослого человека (рис. 56, г). Увеличение размеров клеток продолжается и после 2 лет. В возрасте 7 лет поле 22 уже сходно со строением этого поля у взрослого человека.

Структурные признаки полей переходных между полями 41 и 22, а именно полей 42 и 41/42 впервые обнаруживаются у новорожденного, а структура поля 52 — на 8-м месяце внутриутробного периода.

Поле 22/38. Из всех полей верхней височной подобласти в полярном поле 22/38 наиболее поздно (лишь после рождения) начинают выявляться цитоархитектонические признаки, присущие этому полю в коре взрослого.

Начиная с 6 лунных месяцев, в связи со смещением височного полюса вперед, цитоархитектоническое развитие полярного отдела начинает отставать от развития заднего отдела верхней височной подобласти. В это время слои V, VI, VII полярного отдела имеют слитный характер. Ко времени рождения в слое III в небольшом количестве имеются клетки пирамидной формы и еще меньше пирамидных клеток в слое V. Сужение слоев II и IV и пирамидизация клеток в этих слоях становятся особенно заметными к концу первого года жизни. У 2-летнего ребенка ясно устанавливается характерный признак полярного поля 22/38 — густоклеточный, состоящий в основном из пирамидных клеток, нижний этаж. К этому времени поле 22/38 уже обладает структурными особенностями взрослого. В дальнейшем процессе развития увеличивается ширина коры и размеры клеточных элементов.

Таким образом, поля верхней височной подобласти отличаются между собой по времени появления признаков, характерных для взрослого. Раньше всего они выявляются в поле 41 на извилине Гешля и позднее всего — в полярном поле 22/38.

В основном развитие цитоархитектонических признаков полей верхней височной подобласти завершается к 2 годам жизни.

Рассмотрим особенности роста поверхности коры 2 основных полей верхней височной подобласти 41 и 22. Ко времени рождения

величина поверхности поля 41 составляет 20% величины поверхности этого поля у взрослого, а величина поверхности поля — 22—23% К 1 году жизни величина поверхности поля 41 почти достигает величины его у взрослого (95%), а поверхность поля 22 только к 7 годам приближается к этой величине. Всего за период онтогенеза с 6 лунных месяцев и до взрослого поверхность поля 41 увеличивается в 40 раз, а поля 22 в 9,5 раза.

Таким образом, два основных поля верхней височной подобласти резко отличаются по величине поверхности, при этом поле 41 увеличивается больше чем поле 22, хотя последнее, как и другие филогенетически новые формации, растет более продолжительно в онтогенезе, чем поле 41.

Средняя височная подобласть¹

Поле 21 занимает задние $\frac{2}{3}$ средней височной извилины.

Цитоархитектоника полей средней височной подобласти у взрослого характеризуется изменчивостью структуры коры пограничных зон, наличием своеобразных признаков, особенностями соотношений этажей и слоев коры. Стройная радиальная исчерченность коры поля 21 и некоторая как бы «приподнятость» слоя III над слоем IV позволяет предполагать обилие внутрикорковых связей в этой области (С. М. Блинков, 1936).

В возрасте 5 лунных месяцев кора средней височной подобласти еще не дифференцирована на слои, в ней четко выделяются различные по ширине темный верхний и более светлый нижний этажи, в то время как в этом же возрасте кора верхней височной подобласти уже ясно дифференцируется на слои. В этом периоде развития слой I относительно широк, разрежен по сравнению с корковой пластинкой и довольно четко разделяется на 4 подслоя.

Поля средней височной подобласти уже на 6-м лунном месяце отграничиваются от других полей, когда на наружной поверхности височной области еще нет закладок борозд.

Поле 21. В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 57, а) в верхнем этаже коры поля 21 начинается стратификация и выделяются слои II, III, IV, в то время как нижний этаж остается по-прежнему неподразделенным, более светлым, чем верхний этаж.

Кора поля 21 у новорожденного (рис. 57, б) начинает приобретать характерные признаки поля 21, сохраняющиеся на протяжении всего дальнейшего онтогенеза. Слой I состоит из мелких редко расположенных клеток, слой II почти полностью теряет свой «эмбриональный» характер, в слоях III и V выявляются в большом количестве разные по величине пирамидные клетки, расположенные часто колонками, слой IV остается густоклеточным и четко разделяет верхний более темный и нижний более светлый этажи.

В возрасте 1 года (рис. 57, в) кора еще значительно разрежается, в слое III пирамидные клетки становятся вытянутыми, слой III четко

¹ Средняя височная подобласть исследована В. А. Абоян.

разделяется на подслои, радиальная исчерченность делается тоньше, верхний этаж уравнивается по ширине с нижним.

К 2 годам (рис. 57, г) в поле 21 радиальная исчерченность выявляется во всем поперечнике коры, отчетливо выражена неровность границы II слоя со слоем I, приподнятость слоя III над слоем IV выявляется более четко.

К 7 годам (рис. 57, д) строение поля 21 приобретает признаки коры мозга взрослого человека. Заметно расширяется слой III, продолжается рост ширины всего поперечника коры, отчетливо видна неровность границы слоя I со слоем II.

Поле 21/38, расположенное в полярном отделе средней височной подобласти, в процессе своего развития имеет сходные черты с развитием поля 21 и ряд отличительных признаков.

Во всех изученных возрастах пренатального периода кора поля 21/38 менее густоклеточна, чем в поле 21, дифференциация на слои происходит раньше и к 6 лунным месяцам уже можно выделить слои как в верхнем, так и в нижнем этажах коры, в то время как в поле 21 к этому времени нижний этаж еще не обнаруживает стратификации. Поле 21/38 в сравнении с полем 21 имеет большую ширину коры, менее правильное распределение клеток, радиальная исчерченность грубее, чем в поле 21. После рождения поле 21/38 остается менее густоклеточным по сравнению с полем 21, к 4 годам радиальная исчерченность в нем исчезает, а к 7 годам строение поля 21/38 уже сходно со строением коры этого поля у взрослого.

С появлением височных борозд, начиная с 7 лунных месяцев, типичные структуры поля 21 и поля 21/38 располагаются на вершине средней височной извилины, между верхней и средней височными бороздами. В глубине этих борозд поля 21 и 21/38 образуют зоны со смешанной структурой, которые переходят в типичные структуры основных полей верхней и нижней височной подобласти.

Нижняя височная подобласть¹

С. М. Блинков (1936) выделил в нижней височной подобласти 4 поля: 20l, 20tc, 20b, 20/38. Первые 3 поля располагаются параллельно друг другу. При этом поле 20l занимает самое медиальное положение, заходя сзади на гиппокампову извилину. На височном полюсе поле 20l выходит из борозд и распространяется по свободной поверхности. Поле 20tc занимает веретенообразную извилину и граничит с височно-теменно-затылочной подобластью, а рострально с полем 20/38. Поле 20b рострально и каудально граничит с теми же структурами, что и поле 20tc, а с латеральной стороны оно граничит с полем 21. Поле 20/38 лежит впереди от конца нижней височной борозды и граничит с полями 21/38, 20b, 20tc. Вся базальная подобласть в постнатальном онтогенезе сдвигается в медиальном направлении. Этот сдвиг связан с перемещением

¹ Нижняя височная подобласть исследована И. И. Глезером.

и оперкуляризацией гиппокамповой извилины и ростом всего височного полюса.

Поле 201. Первые признаки дифференцировки нижней височной под-области на 2 поля — медиальное и латеральное можно отметить на стадии 5 лунных месяцев. Медиальное поле по своим признакам является переходом от межуточных периархикортикальных формаций к формациям новой коры. В 6 лунных месяцев выделяется характерный для поля 201 островковый и очень темный слой II, становится заметным просветление верхнего этажа коры и выделяется резко отграниченный слой IV (рис. 58, а). На более поздних стадиях пренатального онтогенеза наблюдается интенсивное разрежение и дифференцировка слоев коры поля 201, так что к стадии новорожденного можно выделить 3 под-слоя в слое III. В то же время нижний этаж коры дифференцируется раньше, и уже на стадии 6 лунных месяцев можно выделить два под-слоя в слое V и слои VI+VII.

На стадии новорожденного (рис. 58, б) характерными чертами поля 201 являются отчетливая выраженность слоя II, заметное просветление в подслое V¹, субгигантские элементы в подслое V².

Процесс разрежения коры происходит по-разному в верхнем и нижнем этажах коры. Если к стадии новорожденного верхний этаж коры был более густоклеточен, чем нижний, то к 1 году жизни (рис. 58, в), напротив, в верхнем этаже коры слой III становится менее густоклеточным, чем слой V. Этот признак сохраняется на протяжении всего остального онтогенеза. Заметное разрежение наблюдается в слоях II и IV. Наибольший темп разрежения коры данного поля наблюдается до 1 года жизни. В целом можно отметить, что дифференцировка структуры данного поля происходит главным образом до 7 лет (рис. 58, д).

Поля 20tc и 20b. Латеральное поле базальной височной подобласти является единым только до 6 лунных месяцев. На этой стадии происходит разделение его на два поля: 20tc и 20b и начинается процесс стратификации (рис. 59, а).

В дальнейшем поле 20tc и поле 20b, возникшие из одной закладки, развиваются различными темпами. Однако сходство между ними сохраняется на значительном отрезке постнатального онтогенеза.

К стадии новорожденного (и раньше) можно видеть, что кора поля 20tc значительно уже коры поля 201 (рис. 59). На протяжении всего постнатального онтогенеза этот центральный участок нижней височной подобласти сохраняет постоянство ряда признаков. К ним можно отнести большую густоклеточность и крупноклеточность нижнего этажа коры, нитевидность слоя II, брахиморфность клеток, сравнительно слабую выраженность гранулярности в слое IV, почти полное отсутствие просветления в подслое III², небольшую ширину слоя I, очень слабо выраженную радиальность.

От 4 до 7 лет (рис. 59, д) наблюдается заметное разрежение коры и, наряду с этим, увеличение размеров клеток. Расширение коры происходит, главным образом, за счет верхнего этажа.

Наиболее интенсивное разрежение коры происходит в слое III. Последний как бы приподнят над слоем IV. Основные процессы дифференциации структуры коры поля 20tc заканчиваются к 7 годам.

Развитие поля 20b ■ пренатальном онтогенезе характеризуется заметным отставанием по сравнению с полями 20l и 20tc. Если на стадии 6 лунных месяцев ■ поле 20tc отчетливо выражены слои и в слое V выделяются два подслоя, то ■ поле 20b просветление в верхнем этаже коры выражено еще неясно (рис. 60, а). В 9 лунных месяцев ■ поле 20b появляется характерная тонкая радиальность. К 8—9 лунным месяцам появляются стройные пирамидные клетки (особенно в слое III).

К рождению (рис. 60, б) наиболее характерным отличием поля 20b от поля 20tc является лучше выраженный слой IV.

Несмотря на эти значительные отличия, поле 20b даже на этой стадии все же больше сходно с полем 20tc, чем с полем 20l.

В возрасте 6 месяцев особенно ясно выступают различия между полем 20tc и полем 20b — очень тонкая радиальность, а также выраженность слоя IV. На этой стадии отличие между полями 20tc и 20b больше, чем у новорожденного.

К 1 году жизни наблюдаются заметные изменения в структуре поля 20b (рис. 60, в). Размеры клеток увеличиваются по сравнению с мозгом полугодовалого ребенка.

К 2 годам (рис. 60, г) происходит незначительное расширение коры ■ верхнем и в нижнем этажах. Однако больше расширяется нижний этаж коры. В верхнем этаже заметно расширяется слой IV. Увеличиваются размеры клеток и особенно сильно ■ подслое III³. В гранулярных слоях клетки слоя IV увеличиваются больше, чем клетки слоя II. Клетки слоя III приобретают к данному возрасту вытянутость ■ длину (долихоморфность), в то время как в нижнем этаже клетки имеют явную брахиморфную форму.

Характерным для периода развития от 2 до 4 лет является заметное увеличение размеров клеток. Особенно заметно это увеличение происходит в подслое V² ■ в подслое III³. В этом возрасте на первый план выступает брахиморфность клеток во всех слоях коры.

К 7 годам (рис. 60, д) кора поля 20b приобретает все черты, свойственные коре мозга взрослого.

Полю 20/38 свойственны очень узкая кора с почти полным отсутствием радиальности и с рыхлым слоем IV. Клетки в слое V почти той же величины, что и в слое III. Уже к 4 годам поле 20/38 приобретает все черты структуры взрослого мозга.

Все поля нижней височной подобласти интенсивно увеличиваются ■ процессе постнатального онтогенеза. Однако поля, находящиеся ближе к медиальному краю полушария, на границе с периархикортикальными формациями увеличиваются менее интенсивно, чем поля, расположенные кнаружи и кпереди.

На протяжении постнатального онтогенеза нижняя височная подобласть заметно увеличивается по своей абсолютной поверхности. Так, от стадии новорожденного до стадии взрослого она увеличивается в 7 раз. Наиболее интенсивный рост поверхности нижней височной подобласти происходит до 2 лет. К этому возрасту ее поверхность составляет 71% от поверхности взрослого, а к 7 годам — 80%.

Височно-теменно-затылочная подобласть¹

По своей топографии височно-теменно-затылочная подобласть является обширной зоной перехода от переднего отдела височной области к затылочной и нижней теменной областям мозга. Это положение на стыке трех разнородных по своей структуре и физиологическим характеристикам зон коры определяет своеобразие развития структуры височно-теменно-затылочной подобласти.

Височно-теменно-затылочная подобласть мозга взрослого человека состоит из шести полей: 37a, 37b, 37c, 37ab, 37ac и 37d (С. М. Блинков, 1949).

Центральное поле 37b расположено на боковой поверхности полушария. Кпереди оно через пограничное поле 37ab переходит в поле 21 средней височной подобласти. Сзади также через пограничное поле 37ac оно переходит к полю 19 затылочной области. Сверху его ограничивает верхнее поле 37c височно-теменно-затылочной подобласти, расположенное на стенках задних отделов верхней височной извилины и граничащее с нижней теменной областью. Внизу центральное поле переходит в нижнее поле 37a височно-теменно-затылочной подобласти. Поле 37a расположено на нижней поверхности полушария, по своей задней границе оно соприкасается с затылочной областью коры, а впереди и снаружи с полем 20b нижней височной подобласти и с полем 37b, 37ab и 37d височно-теменно-затылочной подобласти. Поле 37d располагается на языковой извилине на стыке между лимбической и затылочной областями.

В процессе индивидуального развития дифференциация этих структур происходит постепенно и большинство их признаков и особенно возможность отграничения появляется позднее по сравнению с другими формациями височной области.

Изучение цитоархитектоники коры височно-теменно-затылочной подобласти в пренатальном онтогенезе показало, что подобласть состоит из двух отделов — верхнего, расположенного на наружной поверхности полушария, и нижнего, который обычно начинается на переходе наружной поверхности в нижнюю и заканчивается на границе с затылочной областью.

Выделение этих отделов соответствует данным Г. И. Полякова (1935), установившего сходное разделение височно-теменно-затылочной подобласти на ранних стадиях развития корковой пластинки. Разделение на верхний и нижний отделы совпадает и с данными по развитию височной области у высших обезьян, у которых в височно-теменно-затылочной подобласти имеется всего два поля — верхнее и нижнее (С. М. Блинков и Т. М. Мохова, 1956). Эти два поля в процессе филогенеза дифференцируются у человека на 6 полей, структурно отличающихся друг от друга.

К 6 лунным месяцам одновременно с увеличением ширины коры начинается просветление средней части верхнего этажа (рис. 61, а), благодаря чему выделяются густоклеточные слои II и IV. Просветлен-

¹ Височно-теменно-затылочная подобласть исследована Т. М. Моховой.

ный слой III в этом периоде еще слабо отграничен от слоя II. Светлый слой V расширяется. Радиальная исчерченность в нем пока лишена правильности, что можно связать с своеобразием развития волокнистых структур. Несколько заметнее выделяется слой VI+VII. Наблюдаемая дифференциация корковой пластинки представляет собой начало стратификации коры. Слой I в этом возрасте очень богат клеточными элементами, но разделение на подслои становится в нем менее ясным.

На протяжении 8 и 9 лунных месяцев, благодаря усиленному росту волокон, происходит общее просветление коры. Усиливается рост тангенциальных волокон, особенно в слое I, происходит равномерное распределение клеток, свойственное стадии взрослого. Значительно уменьшается ширина слоя II, он представлен узкой компактной полосой. Появляются треугольные клетки — признак пирамидизации эмбриональных нейронов.

Увеличение ширины коры и появление тонкой радиальной исчерченности позволяет на 8-м лунном месяце выделить в верхнем отделе подобласти участок коры, по своим цитоархитектоническим признакам приближающийся к полю 37b взрослого. В процессе дальнейшего развития на 9-м лунном месяце в этом участке значительно просветляется слой III, благодаря чему сглаживается густоклеточность верхнего этажа. Параллельно с этим продолжается увеличение ширины слоя V с одновременным уменьшением ширины слоя IV. Тонкая радиальная исчерченность проходит через все слои коры до слоя I. Уже в этом периоде можно видеть, что пирамидные клетки слоя V превосходят по величине клетки слоя III.

На 10-м лунном месяце в верхнем отделе, кроме участков коры с признаками строения поля 37b, наблюдается структура, расположенная по направлению к границе с нижней теменной областью, обладающая признаками поля 37c взрослого. Слой II теряет свой эмбриональный характер, хотя еще богат густорасположенными мелкими клетками. В слое III на границе со слоем IV появляются крупные клетки, часть которых заходит в слой IV. Таким образом, начало формирования полей верхнего отдела височно-теменно-затылочной подобласти происходит на 8-м лунном месяце и продолжается до их полного отграничения и приобретения всех признаков в постнатальном периоде.

У новорожденного (рис. 61, б) в верхнем отделе под слоем I с диффузно расположенными клетками лежит широкий густоклеточный слой II, который вместе с слоем IV выделяется в виде темных полос на более светлом фоне. В верхнем этаже хорошо выражена радиальная исчерченность, нарушающаяся в нижнем этаже. Значительная густоклеточность, узость всего поперечника коры, отсутствие разделения на подслои, а также четкая граница с белым веществом еще значительно отличаются эту стадию развития коры от последующих. У новорожденного еще более ясно выделяются структуры полей 37c и 37b в верхнем отделе височно-теменно-затылочной подобласти. К 5½ месяцам жизни они приобретают все признаки этих полей взрослого мозга и хорошо отделяются от пограничных полей 37ab и 37ac.

Нижний отдел височно-теменно-затылочной подобласти, расположенный на базальной поверхности полушария, отличается от верхнего

на всем протяжении пренатального онтогенеза меньшей шириной коры, более поздней ее дифференциацией, неправильной радиальностью и большим просветлением между столбиками клеток.

У плода 6 лунных месяцев (рис. 62, а) просветление глубоких отделов корковой пластинки нижнего отдела позволяет дифференцировать ее на два этажа — верхний густоклеточный, равный нижнему более светлому этажу. Радиальность проходит через все слои. Граница с белым веществом достаточно резкая. Дифференциация слоя I здесь неясно выражена. Просветление слоев III и V на всем протяжении коры нижнего отдела очень слабо выражено. В дальнейшем ширина коры значительно увеличивается, выделяются густоклеточные II, IV и VI+VII слои на фоне более светлых слоев III и V. Таким образом, в нижнем отделе стратификация несколько запаздывает по сравнению с верхним отделом. Рост ширины коры нижнего отдела и увеличение просветов между рядами клеток, отграничение слоя VII, дифференциация клеточных элементов происходит в последующей стадии развития — на 8—9-м лунных месяцах.

Цитоархитектонические признаки нижнего отдела на протяжении всего процесса развития близки к признакам поля 37а взрослого мозга, а к 8—9 лунным месяцам они становятся более выраженными. У новорожденного (рис. 62, б) кора нижнего отдела несколько уже и радиальность в ней грубее, чем в верхнем отделе. Слои лучше выражены в связи с тем, что слой II широк и заполнен большим количеством мелких клеток, а слой IV узкий и темный, четко выделяется на фоне светлых слоев III и V. По сравнению со структурой этого поля у взрослого человека слой III еще не дифференцирован на подслои и нет преобладания радиальной исчерченности в верхнем этаже коры.

Таким образом, к концу пренатального периода в верхнем и нижнем отделах височно-теменно-затылочной подобласти выделяются участки трех полей 37а, 37б и 37с, но их отграничение представляет еще значительные трудности. В местах перехода к соседним формациям нарушается выраженность перечисленных признаков, чем и объясняется возникновение структурных переходных зон внутри самой подобласти в процессе постнатального онтогенеза.

В первом полугодии жизни рост ширины коры и ее просветление незначительны. Продолжается процесс формирования большинства признаков полей височно-теменно-затылочной подобласти и выявление их границ с переходными структурами. К 6 месяцам в височно-теменно-затылочной подобласти уже можно отграничить все шесть полей, описанных в коре мозга взрослого со всеми характерными для них признаками, но наиболее хорошо дифференцированы поля 37б и 37а.

Верхнее поле 37с к полугоду жизни имеет еще много общих черт с граничащим с ним центральным полем 37б. Отличительными признаками являются меньшая ширина коры, более грубая радиальная исчерченность, более крупные пирамидные клетки слоя III по сравнению со слоем V и колонки клеток в слое IV.

К 1 году жизни в поле 37с увеличивается ширина коры и просветы между клетками (рис. 63, а), нарушается правильность радиальной исчерченности по всем слоям. Слой II широкий, густоклеточный, без

резкой границы переходит в подслой III¹. Слой III делится на 3 под-
слоя, но разница в величине клеток между ними еще слабо выражена.
Слой IV густоклеточный и мелкоклеточный, несколько уже слоя II.
Клетки слоя V мало отличаются по величине от клеток подслоя III³.
Слой VI+VII более крупноклеточный и более густоклеточный, чем
слой V.

К 2 годам жизни (рис. 63, б) в поле 37с кора заметно разрежается
и клетки укрупняются во всех слоях. К этому возрасту выявляются
почти все специфические черты строения данного поля, свойственные
взрослому. Радиальность выражена сравнительно слабо. Слои II и
IV становятся более рыхлыми. Ширина слоя III увеличивается и он
более четко разделяется на 3 подслоя. Слой V, как и в предыдущем
возрасте, более узкий, чем слой III, и содержит клетки меньшей вели-
чины, чем в подслое III³, где имеются отдельные крупные пи-
рамиды.

В поле 37с к 7 годам (рис. 63, в) клетки сильно увеличиваются. По
цитоархитектоническим особенностям это поле почти не отличается от
соответствующего поля у взрослого.

Как мы указывали выше, участки коры на наружной поверхности
височно-теменно-затылочной подобласти, отличающиеся широкой корой
с тонкой радиальной исчерченностью, выделяются и в пренатальном
периоде, но отграничение их затруднено из-за ступенчатости призна-
ков по направлению к пограничным полям. Поэтому, несмотря на чет-
кость признаков поля 37b, полностью отграничить его можно только
у ребенка после рождения.

Поле 37b на 6-м месяце жизни отличается от окружающих его
формаций широкой корой и тонкой, правильной радиальной исчерчен-
ностью. От верхнего поля 37с в этом возрасте оно отличается меньшей
дифференциацией слоя III, так как он разделен только на два под-
слоя — более разреженный и мелкоклеточный III¹⁻² и III³ с большим
количеством клеток.

К концу первого года жизни (см. рис. 61, в), кроме широкой коры
и тонкой радиальности, отмечается лучше выраженная стратификация
верхнего этажа ввиду того, что слой V еще довольно густоклеточен.

Заметное разрежение коры поля 37b наступает к 2 годам жизни
(см. рис. 61, г) и происходит дальнейшее увеличение размеров клеток.
Наступает дифференциация слоя III на три подслоя, отличающихся
по величине и плотности расположенных в них пирамидных клеток.
Это подразделение вместе с отчетливым превосходством величины пи-
рамидных клеток подслоя III³ над клетками слоя V приближает строе-
ние центрального поля к тому же полю мозга взрослого человека. Слои
II и IV значительно суживаются, в то время как ширина поперечника
коры изменяется мало по сравнению с предыдущим возрастом. С 2 до
7 лет разрежения коры почти не происходит, но наблюдается значи-
тельный рост клеток, в результате чего уже к 7 годам (см. рис. 61, д)
поле 37b становится наиболее крупноклеточным полем височно-темен-
но-затылочной подобласти. К 7 годам слой I разделен на два подслоя,
клетки широкого слоя II по величине превосходят клетки слоя IV,
а пирамиды слоя III намного больше пирамид слоя V. В слое IV

мелкие клетки расположены ■ вертикальные столбики с широкими просветами.

Признаки цитоархитектоники поля 37а в нижнем отделе появляются ■ пренатальном периоде развития. Это поле отграничивается в пренатальном периоде от затылочной области и от нижней височной подобласти височной области, но границы с полем 37b и 37ab можно провести лишь после рождения в возрасте двух недель жизни. В поле 37а ранее других полей височно-теменно-затылочной подобласти появляются признаки поля взрослого, и они остаются постоянными в дальнейшем. В первые 6 месяцев жизни поле 37а отличается от остальных полей наиболее узкой корой, широким слоем II и узким слоем IV.

В возрасте 1 года сохраняются все эти черты строения (см. рис. 62, в). Грубая радиальная исчерченность выражена в слое III, который уже разделяется на 3 подслоя, и в самом глубоком подслое III³ появляются крупные пирамидные клетки. В этом возрасте хорошо видно, что поле 37а имеет общие черты строения с задними отделами поля 20b нижней височной подобласти, но клетки в поле 37а мельче и слой V более светлый.

К 2 годам жизни общая ширина коры мало изменяется (см. рис. 62, г), наблюдается дальнейшее интенсивное разрежение коры и рост величины клеток. Слой IV становится компактным, а слой II несколько разрыхляется. Слоистость в поле 37а лучше выражена в верхнем этаже, что является характерным признаком цитоархитектоники этого поля и у взрослого.

В поле 37а к 7 годам значительно увеличивается размер клеток во всех слоях коры, особенно в слое III, подслои III³ которого как бы внедряется в узкий слой IV. Слой II отличается своей шириной и слабо отграничен от слоя III (см. рис. 62, д).

Таким образом, ■ этом периоде развития поле 37а обладает уже всеми признаками строения коры этого поля у взрослого. Отграничение трех основных полей височно-теменно-затылочной подобласти позволяет выделить три пограничных поля на местах переходов к соседним структурам — 37ab, 37ac, 37d.

Полученные нами данные показали, что развитие коры височно-теменно-затылочной подобласти в онтогенезе имеет особенности, отличающие ее от окружающих формаций. Эти особенности заключаются в более позднем отграничении полей по сравнению с формациями переднего отдела височной области и со структурами смежных областей. Это становится понятным в связи с тем, что основные три поля 37а, 37b, 37с имеют переходные зоны, благодаря которым проведение границ между полями затруднено.

Начиная с 8-го лунного месяца усложнение дифференциации структур позволяет обнаружить участки коры, имеющие признаки, характерные для полей 37а, 37b, 37с, т. е. речь может идти об организации зон роста, которые в дальнейшем развитии увеличиваются и дифференцируются. В височно-теменно-затылочной подобласти в сравнении с другими височными подобластями этот процесс начинается позднее и длится более продолжительное время.

Внутреннее коленчатое тело¹

Развитие клеточной структуры внутреннего коленчатого тела изучалось нами от 6 лунных месяцев до стадии взрослого. В 6 лунных месяцев внутреннее коленчатое тело уже хорошо обособлено. По густоте расположения клеток отчетливо выделяются верхнее, нижнее и боковое ядра. Боковое ядро пронизано светлыми прослойками. По мере развития относительная величина этого ядра уменьшается. В более разреженном верхнем ядре, которое в основном состоит из клеток округлой и угловатой формы, уже в этом возрасте встречаются единичные пирамидные клетки.

Все три части различаются также и по размерам клеток. Наиболее крупные клетки содержатся в верхнем ядре, в боковом ядре клетки чуть мельче и наименее крупные клетки имеются в нижнем ядре. Границы между этими ядерными образованиями, которые на более ранних стадиях определяются по светлым промежуткам, с возрастом ступенчатые. Происходит разрежение в расположении клеток, дифференцировка клеточных форм и увеличение размеров клеток. Единичные пирамидные клетки впервые видны уже в 6 лунных месяцев (рис. 64, а), а единичные клетки звездчатой формы — на 9-м лунном месяце. Ко времени рождения (рис. 64, б) клеточная дифференцировка значительно прогрессирует по сравнению с периодом внутриутробного развития.

Во всех ядерных образованиях клетки становятся значительно крупнее. В нижнем ядре преобладают пирамидные клетки, которые несколько мельче клеток верхнего ядра. В последнем преобладают клетки грушевидной формы. Боковое ядро отличается от нижнего более густым расположением и большей величиной клеток, а от верхнего ядра, кроме густоты распределения клеток, и их меньшей величиной. Во всех ядрах содержатся единичные звездчатые клетки.

К 2 неделям жизни во всех клеточных образованиях преобладают пирамидные клетки, в меньшем количестве встречаются грушевидные клетки и еще реже — звездчатые. Клетки бокового ядра крупнее клеток нижнего и верхнего ядра. Клетки нижнего и бокового ядра более интенсивно окрашены. В боковом ядре клетки располагаются отдельными скоплениями, которые разделены светлыми промежутками, почти вовсе лишенными клеток. По сравнению с более ранними периодами развития поверхность, занимаемая боковым ядром, относительно резко уменьшается.

В возрасте 1 года (рис. 64, в) нижнее и боковое ядра несколько более густоклеточны, чем верхнее ядро. В возрасте 2 лет ядра внутреннего коленчатого тела очень мало отличаются друг от друга по расположению клеток и отграничиваются с трудом лишь по величине клеток. К 7 годам (рис. 64, г) отмечается увеличение размеров клеток.

Таким образом, в 6 лунных месяцев, когда впервые обособляется слуховая кора, внутреннее коленчатое тело уже отчетливо дифференцировано на отдельные образования. Дифференцировка клеточных форм во внутреннем коленчатом теле наблюдается уже в 6 лунных месяцев и заканчивается вскоре после рождения к 2½ месяцам. В то

¹ Внутреннее коленчатое тело изучено А. С. Арутюновой.

же время в коре (поле 41) дифференцировка клеточных форм начинается только в 8 лунных месяцев и заканчивается, по-видимому, не ранее 2 лет.

При сопоставлении роста объема внутреннего коленчатого тела и размера полей 41 и 22 верхней височной подобласти можно отметить резкое увеличение объема внутреннего коленчатого тела — от 11,7% в 6 лунных месяцев до 31,7% его величины у взрослого ко времени рождения, а возрастание до той же относительной величины размера полей 41 и 22 — только в течение первых двух недель после рождения.

Таким образом, цитоархитектоническое исследование указывает на несколько более ускоренное развитие внутреннего коленчатого тела по сравнению с развитием коры верхней височной подобласти.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Слуховой анализатор по объему поступающей информации может быть отнесен к важнейшим анализаторам внешней среды организма. Формирование корковых и подкорковых структур этого анализатора и связанных с ним переходных зон имеет поэтому большое значение для высшей нервной деятельности человека.

В коре височной области в 5 лунных месяцев можно выделить 4 подобласти.

Признаки более раннего развития устанавливаются в верхней височной подобласти. В 6 лунных месяцев можно выделить некоторые характерные признаки поля 41, а к 8 лунным месяцам дифференцировать подполя 41b, 41bc и 41c.

В других отделах височной области дифференциация наступает несколько позднее и начинается так же, как и верхней подобласти, с просветления глубоких отделов корковой пластинки, более интенсивного в височно-теменно-затылочной подобласти и в нижней височной подобласти. Средняя височная подобласть обладает некоторыми особенностями, а именно: стратификация вначале захватывает лишь верхний густоклеточный этаж, в то время как нижний, светлый, остается гомогенным.

Существенные различия наблюдаются при выделении полей внутри подобластей височной области. В средней височной подобласти, начиная с 6-го месяца внутриутробной жизни, выражено различие в структуре полярного отдела, благодаря чему можно выделить поле 21 и поле 21/38. В нижней височной подобласти ранее других обособляется поле 201, пограничное с периархикортикальными формациями, в затем на протяжении пренатального развития обособляются еще три поля — 20tc, 20b и 20/38.

Височно-теменно-затылочная подобласть развивается несколько иначе. На всем протяжении внутриутробной жизни отмечается разделение ее на два отдела — верхний и нижний, и лишь в конце 8-го лунного месяца появляются участки, отличные по структуре, которые можно рассматривать как закладку верхнего, центрального и нижнего полей.

В постнатальном онтогенезе отличие между подобластями височной области заключается главным образом в сроках обособления слоев и подслоев коры, а следовательно, в сроках относительного завершения развития.

В каждой подобласти можно выделить поля, дифференцирующиеся более поздно и более рано. Развитие поля 41 несколько опережает поле 22 и уже к 2 годам достигает полной дифференциации. В нижней височной подобласти поле 201 обгоняет остальные поля, однако в основном дифференцировка этого поля заканчивается к 7 годам, как и в других полях этой подобласти. В височно-теменно-затылочной подобласти также имеет место неравномерность развития отдельных полей. Так, наиболее рано наблюдается появление структурных признаков взрослого в поле 37а, а затем в поле 37b, хотя оно с полем 37с еще продолжительное время представляет общую структуру и их обособление происходит только после рождения.

Наиболее ранняя закладка и соответственно наиболее раннее завершение развития наблюдается в верхней височной подобласти и особенно в поле 41. Как известно, подавляющая часть специфических волокон от внутреннего коленчатого тела приходит к извилине Гешля (к полю 41) и значительно меньше к другим отделам верхней височной извилины. Таким образом, корковая зона, наиболее тесно связанная с анализом и синтезом слуховых сигналов, развивается раньше других участков коры височной области.

Более позднее развитие поля 22 по сравнению с полем 41 согласуется с данными о более раннем появлении поля 41 в филогенезе (С. М. Блинков, 1955), а также с фактами, полученными при электро-раздражении мозга взрослого человека (Пенфильд и Джаспер, 1958). Соответственно и нейронная структура в поле 22 более тонко и сложно организована по сравнению с полем 41 (В. А. Абовян, И. И. Глезер, Т. М. Мохова, 1961). Поскольку верхнюю височную подобласть, по данным физиологии, клиники и морфологии следует считать местом расположения ядра коркового конца слухового анализатора, важно сопоставить ее развитие в онтогенезе с развитием ближайшего подкоркового образования — внутреннего коленчатого тела. Из наших данных следует, что процесс дифференциации во внутреннем коленчатом теле начинается раньше, чем в коре верхней височной подобласти, и качественное его развитие заканчивается к 2½ месяцам после рождения. Таким образом, более раннее выявление признаков развития в подкорковой структуре слухового анализатора и ускоренное развитие в первые периоды онтогенеза совпадают с общими эволюционными закономерностями становления звеньев анализатора, начиная с периферии по направлению к корковому концу.

Это хорошо согласуется с физиологическими данными о сравнительно раннем развитии анализа и синтеза звуковых сигналов у человека.

Развитие корковых структур слухового анализатора, однако, происходит неравномерно. Если поле 41 почти завершает свое развитие к 2 годам жизни, то поле 22 и особенно 22/38 продолжает свое развитие значительно позднее (до 7 лет). Это соответствует данным

физиологии, которые показывают, что функционально слуховой анализатор также развивается неравномерно.

Остальные зоны височной области, видимо, не имеющие прямого отношения к восприятию слуховых сигналов, мы обозначили как переходные зоны, которые в онтогенезе развиваются несколько иначе, чем структуры верхней височной подобласти.

Средняя височная подобласть в пренатальном онтогенезе характеризуется более поздним обособлением, чем верхняя и нижняя височные подобласти, и ее рост и развитие происходят несколько более замедленными темпами. Рост величины поверхности средней височной подобласти в онтогенезе напоминает наиболее новые формации коры (лобная и нижняя теменная области). Нами было показано (1961), что развитие невронной структуры в этой подобласти идет более медленными темпами, чем в верхней височной подобласти. Наряду с этим качественная характеристика цитоархитектоники обнаруживает тонкую радиальность, стройность клеток, четкое выделение слоя IV, значительную ширину коры и другие признаки, присущие эволюционно более молодым образованиям новой коры. Эти онтогенетические данные совпадают с филогенетическими, согласно которым средняя подобласть возникает только у человека, т. е. значительно позже, чем верхняя и нижняя височные подобласти (С. М. Блинков, 1955), хотя элементы структуры средней подобласти имеются у антропоморфных обезьян. Морфологические данные совпадают также с клиническими и физиологическими сведениями о средней височной подобласти.

При сопоставлении полученных онтогенетических данных с филогенетическими выяснилось, что нижняя височная подобласть состоит из группы разнородных по особенностям роста и развития полей и является постепенным переходом по принципу межзачаточных формаций (И. Н. Филимонов, 1938) от периахикортикальной зоны к одному из новых участков коры — полю 21.

Ступенчатый переход от энторинальной подобласти к полю 21 в медио-латеральном направлении не является равномерным. Переход от поля 20l к полю 20tc более резок, чем от поля 20tc к полю 20b. Этот факт хорошо совпадает с данными С. М. Блинкова, показавшего, что в филогенезе поля 20tc и 20b образуют общую структуру у низших приматов (вплоть до мартышки и павиана), а поле 20l выделяется филогенетически ранее. Онтофилогенетическая разнородность формаций, входящих в нижнюю височную подобласть, может служить основой для разнородных физиологических эффектов, полученных с этой подобласти.

Своеобразной переходной филогенетически новой структурой, расположенной на стыке различных формаций новой коры, является височно-теменно-затылочная подобласть. Эта зона по своей топографии связывает три важнейших участка коры: передний отдел височной области (слуховой анализ и синтез), затылочную область (зрительный анализ и синтез) и нижнюю теменную область (межанализаторная зона). Особенности развития височно-теменно-затылочной подобласти является позднее обособление входящих в ее состав полей. Продолжительные сроки ее развития, поздно завершающаяся дифферен-

цировка, наличие переходных структур как внутри подобласти, так и на ее границах, дают основание полагать, что в височно-теменно-затылочной подобласти происходит высший анализ и синтез сложных комплексных раздражений, складывающихся из целого ряда импульсов, адресованных как непосредственно к этой подобласти, так и к соседним областям коры. Обращает на себя внимание своеобразие развития височно-теменно-затылочной подобласти в онтогенезе. Рост величины ее поверхности по отношению ко всей коре височной области превосходит все остальные подобласти, а по относительным величинам ко всей коре полушария и некоторые поля филогенетически наиболее новых зон.

Характерно, что особенно интенсивно эта подобласть начинает развиваться в постнатальном онтогенезе, а в пренатальном периоде ее развитие идет медленнее по сравнению с другими областями.

Особенности развития височной области в онтогенезе в целом дают возможность выделить ряд возрастных этапов, совпадающих с данными становления высшей нервной деятельности ребенка.

В пренатальном онтогенезе наблюдается резкое увеличение размера поверхности коры височной области от 8 до 10 лунных месяцев, т. е. непосредственно перед рождением ребенка. Видимо, этот период является решающим для подготовки плода к рождению и его нервной системы, в частности слуховой анализатор, приобретает структуру, способную воспринять звуковые раздражения. Известно, что именно с 7—8 лунных месяцев плод начинает реагировать движением на звук.

После рождения наиболее важным этапом в росте размера поверхности всей коры височной области является возраст в 2 года, когда височная область приближается по величине к височной области коры мозга взрослого человека. После 2 лет наблюдается некоторое замедление в процессе роста и развития клеток коры, ширины коры и в увеличении количественных показателей поверхности коры височной области. Это полностью согласуется с тем, что в 2—3 года развиваются и устанавливаются связи между различными анализаторами, становится возможным выработка условных рефлексов на первое сочетание, биопотенциалы приобретают устойчивую и четкую форму, характерную для мозга взрослого. К 2—3 годам наблюдается развитие второй сигнальной системы. У ребенка 7 лет величина поверхности коры височной области почти достигает величины взрослого. Этот факт хорошо совпадает с данными возрастной физиологии детей, показывающими, что 7-летний возраст является этапом дальнейшего развития высшей нервной деятельности и специально второй сигнальной системы.

Глава VI

НИЖНЯЯ ТЕМЕННАЯ ОБЛАСТЬ

Нижняя теменная область располагается на месте стыка корковых зон кожного, зрительного и слухового анализаторов (постцентральная и верхняя теменная, затылочная и височная области). В состав нижней теменной области входят надкраевая, или супрамаргинальная (*g. supramarginalis*), угловая, или ангулярная (*g. angularis*), и задняя нижняя теменная (*g. parietalis inferior posterior*) извилины. Эта область полушария является одной из наиболее поздно развивающихся в процессе филогенеза и устанавливается только в отряде приматов.

Современные литературные сведения дают основание считать, что кора нижней теменной области связана со зрительным бугром, а именно с его эволюционно новейшим ядром, подушкой (*pulvinar*). Результатами экспериментально-морфологических исследований выявлены афферентные волокна, направляющиеся от медиальной части подушки к переднему отделу нижней теменной области, супрамаргинальной извилине, а также связи заднего отдела подушки с корой области межтеменной борозды (Кларк Ле Гро и Норсфилд — Clark Le Gros, Northfield, 1937; Пейпец — Papez, 1939; Чоу — Chow, 1950; Готтшик — Gottschick, 1955). Методом тонкой препаровки показано наличие у человека в составе дугообразного пучка волокон, связывающих кору нижней теменной области (поле 40 и поле 39) с корой нижнего отдела передней центральной извилины (поле 6), а также волокон, связывающих кору зоны Брока (поле 44) с полем 40 и височно-теменно-затылочной подобластью (С. М. Блинков и Ф. А. Бразовская, 1957).

Данные невронграфии позволяют допустить существование эфферентных волокон, связывающих кору нижней теменной области с постцентральной областью и особенно с корой, находящейся в межтеменной борозде (Амадор, Шимицу и Брукс — Amador, Shimizu, de Brix, 1951). Монаков (1914) показал, что часть волокон пирамидного тракта имеет свое происхождение в клетках коры теменной доли.

Изучение миелогенеза коры большого мозга выявило весьма поздние сроки миелинизации волокон коры нижней теменной области (Флексиг, 1927; Гирако — Higaco, 1925, и др.). Некоторые сведения о строении коры нижней теменной области в онтогенезе человека сообщаются в статье Альдама (Aldama, 1930). Исследования Конеля (1939—1963) были посвящены изучению цитоархитектоники, нейронного строения и

миелинизации в
ней теменной о
Сравнитель
ласти обнаруж
нию к общей п
ряду приматов
а у человека —
и дифференцир
бенно высокого
чительное разв
нию с обезьяна
ное значение д

Обширная
лелей при очага
рошо согласует
лениями о ее
ханизмах, кото
характеризующ
сигнальной сист

Изучение
(поле 39) у взр
вычайную тонко
чатых неврон
кисов (1956) в
чатых клеток
импульсов. Это
быть связано с
торной зоны к
к сложным вз
богатства пере
дающих свойст
нальных отнош

Закладка
собственных
теменной доли
месяца еще не
нем. Восходя
s. temporalis s
неглубокое
кверху и кзад
рая межзубоч
ляются вместе
В 8 лунных м
теменной дол
теменная. Ра
продолжается

9 Под. ред. С. А.

миелинизации коры всех областей большого мозга, в том числе и нижней теменной области в отдельные периоды постнатального развития.

Сравнительно-цитоархитектоническое изучение нижней теменной области обнаружило, что величина ее как абсолютно, так и по отношению к общей поверхности коры полушария возрастает в восходящем ряду приматов и составляет у низших обезьян 0,4%, у высших — 3,3%, а у человека — 7,7% всей коры полушария. Существенно усложняется и дифференцировка структур нижней теменной области, достигая особенно высокого совершенства у человека (Ю. Г. Шевченко, 1940). Значительное развитие нижней теменной области у человека по сравнению с обезьянами свидетельствует о том, что эта зона коры имеет важное значение для высшей нервной деятельности человека.

Обширная литература, касающаяся клинко-анатомических параллелей при очагах поражения в пределах нижней теменной области, хорошо согласуется с физиологическими и морфологическими представлениями о ее преимущественном участии в тех функциональных механизмах, которые присущи высшей нервной деятельности человека, характеризующейся специфической особенностью, — появлением второй сигнальной системы.

Изучение невронного строения коры нижней теменной области (поле 39) у взрослого человека (Г. И. Поляков, 1956) показало чрезвычайную тонкость структуры и значительно большее количество звездчатых невронов в сравнении с другими корковыми зонами. С. А. Саркисов (1956) высказал предположение о специфической роли звездчатых клеток в фиксации, запечатлеваемости поступающих в кору импульсов. Это своеобразие невронной структуры, очевидно, должно быть связано с отношением нижней теменной области как межанализаторной зоны к системам функционально различных анализаторов и к сложным взаимодействиям этих анализаторов, что требует особого богатства переключательных механизмов, а также механизмов, обладающих свойством сохранять следы ранее существовавших функциональных отношений.

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

Закладка борозд, отграничивающих нижнюю теменную область, и собственных ее борозд происходит неодновременно. Главная борозда теменной доли — межтеменная (*s. interparietalis*) в начале 6-го лунного месяца еще не существует в переднем отделе, но уже намечена в заднем. Восходящая ветвь верхней височной борозды (*ramus ascendens s. temporalis superioris*) в 6 лунных месяцев только слабо намечена как неглубокое вдавление на поверхности полушария, расположенное кверху и кзади от закладки верхней височной борозды. Первая и вторая межуточные борозды (*s. intermedius I* и *s. intermedius II*) появляются вместе с бороздами второго порядка к 8 лунным месяцам. В 8 лунных месяцев уже ясно выделяются выпуклые извилины нижней теменной доли — супрамаргинальная, ангулярная и задняя нижняя теменная. Развитие борозд в пределах нижней теменной области продолжается и после рождения ребенка. С возрастом отмечается

большая сложность построения стенок и дна борозд, благодаря развитию их глубинных извилин и карманов.

Ход развития отдельных борозд нижней теменной области обнаруживает некоторые особенности. Так, межтеменная борозда, появляющаяся в онтогенезе позднее постцентральной, в своем дальнейшем развитии обнаруживает большее усложнение внутреннего строения в сравнении с постцентральной бороздой, возникающей в онтогенезе ранее. Уже с 8-го лунного месяца по темпу развития межтеменная борозда опережает развитие постцентральной борозды. Таким образом, отмечается значительная сложность формирования макроскопических признаков нижней теменной области в онтогенезе человека, что в основных чертах согласуется с имеющимися в литературе сведениями (Ретциус — Retzius, 1896; Д. Н. Зернов, 1938; З. И. Потемкина, 1957, и др.).

ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА

У взрослого человека в соответствии с данными Бродмана (1909) в пределах нижней теменной области нами выделяются два цитоархитектонических поля: переднее, поле 40 (*area supramarginalis*), и заднее, поле 39 (*area angularis*). Более или менее устойчивой границей между ними служит первая межуточная борозда. С момента стратификации коры, с 6 лунных месяцев выявляются архитектурные признаки, на основании которых можно отграничить поля 40 и 39 как между собой, так и от смежных формаций. Выделенные у взрослого человека подполя поля 40 и поля 39 (И. А. Станкевич, Ю. Г. Шевченко, 1935) в пренатальном периоде не устанавливаются и выявляются только в периоде после рождения как результат дальнейшей дифференцировки.

Развитие полей нижней теменной области в онтогенезе человека имеет в основном сходные черты. Начальная стратификация возникает одновременно в обоих полях в 6 лунных месяцев, несколько опережая развитие структур лобной области и несколько запаздывая в сравнении с развитием структур ядерных зон двигательного и зрительного анализаторов (поля 4, 6, 17).

Поле 39. В 6 лунных месяцев (рис. 65, а) в поперечнике коры поля 39 появляется просветление на месте будущих слоев III и V — начальная дифференцировка на слои. Отмечается большая сложность структуры слоя I, в котором можно различить деление на подслои. Ширина коры — 1,2 мм.

В 7 лунных месяцев в структурах нижней теменной области уже имеется типичная семислойность поперечника коры. Рис. 65, б представляет поле 39 на этой стадии развития. В слое I различается ряд подслоев. Слой II представляется плотной темной полосой. В слое III клеточные элементы располагаются в виде не вполне правильных колонок, разделенных свободными промежутками. Отмечается просветление слоя III в сравнении с значительно более густоклеточными слоями II и IV. Слой V выделяется во всем поперечнике коры своей светлостью. Единичные клетки этого слоя находятся в стадии первичной пирамидизации. Слои VI—VII представляются темным поясом. Ширина коры 1,33 мм.

В 9 лунных месяцев (рис. 65, в) расположение клеточных колонок в виде вытянутых рядов выражено яснее. В средней и нижней частях слоя III большая часть клеток уже пирамидизирована, в нижней части встречаются клетки величиной до $14-16 \times 10$ мк. Слой V наиболее светел из всех слоев коры, состоит из мелких клеток и крупных элементов, частью пирамид с широким основанием. Отдельные клетки достигают размеров $12-16-18 \times 10$ мк. Слои VI—VII густоклеточны, клетки этих слоев имеют главным образом веретенообразную форму. Ширина коры — 1,46 мм.

У новорожденного (рис. 65, г) отчетливо выявлена радиальная исчерченность всего поперечника коры. Ясного разделения слоя III на подслои еще не заметно, но некоторое различие в величине клеток верхней и нижней частей слоя намечено. Большая часть клеток имеет пирамидную форму. Величина клеток в верхней части слоя III — $10-12 \times 10$ мк, в нижней — $16-20 \times 10$ мк. Слой IV весьма компактен. Слой V составляют в основном небольшие круглой формы элементы. Крупные пирамидные и полиморфные клетки встречаются главным образом в средней и нижней частях слоя V. Величина крупных элементов в слое V — $16-20 \times 12 \times 16$ мк. Ширина коры — 1,46 мм.

К возрасту 2 недель жизни (рис. 65, д) отмечается дальнейший рост ширины коры и увеличение размера клеток в сравнении с пренатальными стадиями. Слой III широк, в нем выявляется разделение на подслои. Радиальная исчерченность особенно хорошо выражена в подслое III². В подслое III³ много элементов до $16-20 \times 12$ мк. Ширина коры — 1,67 мм.

К 1 году жизни (рис. 66, а) отмечается заметное разрежение клеточных элементов. Обращает на себя внимание значительный рост ширины слоя III, далеко зашедшая дифференцировка клеточных элементов. Слой III четко расчленяется на 3 подслоя с более крупными пирамидными клетками в III³. Клетки подслоя III³ в поле 39 более крупны, чем в поле 40 в том же возрасте ($20-24 \times 16 \times 20$ мк). Ширина коры — 1,95 мм.

К 2 годам жизни (рис. 66, б) в сравнении с предыдущими возрастными периодами отмечается дальнейшая дифференцировка коры, поперечник коры представляется более светлым, отчетливо вырисовываются границы между слоями. Как и ранее, намечено не совсем правильное радиальное расположение клеточных столбиков, разделенных широкими неравномерными просветами. В подслое III² и особенно в подслое III³ содержатся крупные пирамидные элементы до $24-30 \times 16$ мк. Ширина коры — 2,1 мм.

В возрасте 7 лет (рис. 66, в) строение поля 39 имеет все черты, присущие ему во взрослом состоянии. Поперечник коры весьма широк (2,86 мм), радиально исчерчен, но все же менее правильно и тонко, чем в поле 40. Кора в общем более крупноклеточна, чем в поле 40 в том же возрасте. Слой I, сходно с тем, как это имеет место у взрослого, беден клетками. Клетки слоя II, по преимуществу мелкие пирамиды до $10-12 \times 10$ мк, расположены менее густо, чем в более ранних возрастах. Слой III широк, разбит на подслои. Правильная радиальная исчерченность, типичная для поля 40, отсутствует. Не отмечается в поле 39 и

той исключительно правильной ориентировки клеток к поверхности коры, которая характерна для поля 40. Несмотря на сравнительную равномерность клеток слоя III, все же клетки подслоя III³ более крупны, чем клетки подслоя III², а также несколько крупнее в сравнении с клетками этого слоя в поле 40 в том же возрасте. В подслое III³ величина клеток достигает 30—36×20 мк. Слой IV представляется густоклеточным и узким. Слой V состоит из клеток преимущественно пирамидной формы величиной до 12—16×12 мк. Крупные ганглиозные элементы достигают размеров 20—24×20 мк. По сравнению с ранними возрастными слой V несколько более густ и граница слоя V со слоем VI, которая в ранних стадиях была резкой, в возрасте 7 лет, как и у взрослого, ступенчатая. Слои VI—VII густоклеточны. Веретенообразные клетки слоев VI—VII имеют размеры 16—20×16 мк и не отличаются от соответствующих клеточных элементов взрослого человека.

Поле 40. В 6 лунных месяцев (рис. 67, а) в поле 40, как и в поле 39, устанавливается начальная стратификация коры — просветление в слоях III и V. Отмечается, характерное для поля 40 и в дальнейших стадиях, правильное радиальное расположение тонких клеточных столбиков, вытянутых через весь поперечник коры и чередующихся с узкими полосками просветления. Эта особенно тонкая радиальная исчерченность является наиболее типичным признаком, отличающим поле 40. Ширина коры поля 40 в 6 лунных месяцев — 1,2 мм.

К 7 лунным месяцам (рис. 67, б) обнаруживается некоторое просветление всего поперечника коры, рост ширины коры (1,33 мм), отчетливо выражена радиальная исчерченность. Намечается дифференцировка клеточных элементов, пирамидизация клеток в слое V. Слой I сохраняет полоску сгущения клеточных элементов по периферии. Слой II остается наиболее темным на фоне всего поперечника коры, однако в сравнении с предыдущей стадией он менее компактен. Слой III широк, в его средней части намечается просветление. Значительное количество клеток находится в стадии пирамидизации. Слой IV более плотен в сравнении со слоем III. Слой V представляется весьма светлым в поперечнике коры. Большое количество клеток этого слоя уже имеет пирамидоподобную форму. Наряду с клетками, величина которых не превышает 6—8×6 мк, отдельные крупные клетки пирамидной формы достигают 16×10 мк.

В 9 лунных месяцев (рис. 67, в) отчетливая радиальная исчерченность имеется не только в слое III, но и в слое II так же, как и в слое IV. В средней и особенно нижней частях слоя III большая часть клеток пирамидизирована. Отдельные клетки достигают размеров 12—16×8 мк. Слой V наиболее светлый во всем поперечнике коры. Наряду с сравнительно мелкими клетками в 6—8×6 мк, встречаются крупные пирамидоформные клетки с широким основанием в 12—16×12 мк. Клетки в слоях VI—VII имеют овальную и вытянутую форму, близкую к веретенообразной. Величина их — 10—12×10 мк. Ширина коры — 1,46 мм.

У новорожденного (рис. 67, г) еще сохраняется густоклеточность всего поперечника коры, свойственная пренатальному периоду развития. Слой I и у новорожденного сохраняет сгущение клеток по периферии. Слой II остается плотным, особенно в своей верхней части. Слой III

характеризуется четким правильным радиальным расположением клеток, намечается разделение на подслои. В средней и нижней частях слоя III основную массу клеток составляют пирамидизированные элементы. Слой IV принимает участие в общей радиальной исчерченности коры. Слой V просветлен. Основную массу клеток составляют небольшие круглые элементы. Более крупные элементы имеют пирамидную, треугольную или овальную форму. Слои VI—VII довольно густоклеточны. Клетки главным образом веретенообразные. Ширина коры — 1,5 мм.

У 2-недельного ребенка (рис. 67, д) ширина коры заметно возрастает по сравнению с новорожденным. Общая структура всего поперечника коры в сравнении со стадией новорожденного показывает, что развитие коры ушло значительно дальше вперед. Весь поперечник коры представляется более просветленным, клетки лежат более разреженно. Следует отметить также несколько большую ширину слоя III, большую четкость разделения его на подслои с заметным возрастанием величины клеток от верхней к средней и особенно нижней части слоя. Ширина коры — 1,68 мм.

К 1 году жизни (рис. 68, а) вместе с общим ростом ширины коры увеличивается ширина слоя III, размеры его клеточных элементов. Клетки слоя III, имеющие форму стройных пирамид, правильно ориентированы к поверхности коры. Отчетливо выявляется просветление в подслое III² по сравнению с III¹ и III³. Ширина слоя III составляет приблизительно $\frac{1}{3}$ всей ширины поперечника коры. Наиболее крупноклеточен подслой III³, где размеры пирамидных элементов достигают уже $20-24 \times 12$ мк. Слой IV хорошо выражен, границы его отчетливы. Размер клеток слоя IV — 8×8 мк. Слой V широк, светел. Большая часть клеточных элементов — мелкие пирамиды $10-12 \times 10$ мк. Отдельные более крупные пирамиды имеют размеры $16-20 \times 16$ мк. Слои VI—VII широки, содержат по преимуществу веретенообразные клетки $12-16 \times 12$ мк. Ширина коры — 2,09 мм.

К возрасту 2 лет жизни (рис. 68, б) происходит дальнейший рост ширины коры, увеличение размеров клеток. Просветление слоя V, наблюдавшееся в более ранних возрастах, заметно ступенчатее и нижний этаж коры принимает как бы сплошной характер. Отчетливо выражена радиальная исчерченность, проходящая через весь поперечник коры. Слой II относительно густоклеточен, в сравнении с последующими возрастами, но значительно более светел, чем у новорожденного. Слой III широк, отчетливо разделяется на 3 подслоя. Подслой III³ наиболее крупноклеточен, однако увеличение калибра клеток идет настолько постепенно, что различие в величине клеток на протяжении всего слоя мало бросается в глаза. Просветы между отдельными колонками клеток широки, клетки вытянуты стройными рядами, правильно ориентированы к поверхности коры, что является одним из важнейших признаков строения поля 40 в отличие от поля 39. Слой IV довольно широк. Величина клеток, имеющих главным образом угловатую и пирамидную форму, — $8-10 \times 8$ мк. Переход слоя V в слой VI совершается постепенно, и весь нижний этаж коры носит сплошной слитный характер. Ширина коры — 2,23 мм.

В возрасте 7 лет по основным морфологическим признакам структура поля 40 (рис. 68, в) соответствует его структуре у взрослого человека, но ширина коры и величина клеточных элементов, особенно слоя III, еще существенно уступают показателям, свойственным мозгу взрослого. Характерными являются значительная ширина поперечника коры, отчетливая выраженность зернистых слоев (II и IV), тонкая радиальная исчерченность, идущая через весь поперечник коры, правильная ориентировка основной массы клеток к поверхности коры. Несмотря на довольно значительные размеры пирамид в слоях III и V, постепенность увеличения калибра клеток по направлению сверху вниз создает впечатление относительной равномерности величины клеток и равномерной густоты их расположения во всем поперечнике коры. Слой III широк, составляет $\frac{1}{3}$ всего поперечника коры, разделяется на 3 подслоя, клетки которых очень постепенно увеличиваются в направлении к подслою III³. Из всех подслоев слоя III подслой III² представляется наименее густым; здесь больше всего выражены просветы между клеточными колонками, благодаря чему правильное расположение пирамидных клеток наиболее ясно проявляется именно здесь. Размеры более крупных элементов — $30-32 \times 20$ мк. Слой IV, как и слой II, отчетливо выделяется в поперечнике коры в виде более густоклеточных полос. Величина клеток слоя IV — $10-12 \times 10$ мк. Слой V довольно широк. Границы со слоем IV и слоем VI ступенчаты, и нижний этаж коры имеет сплошной характер. Крупные клетки этого слоя достигают размеров $20-24 \times 20$ мк, большая часть клеток мельче — $14-16 \times 12$ мк. Слои VI—VII широки, густоклеточны. Клетки этого слоя — $16-20 \times 16$ мк, имеют неправильно овальную или веретенообразную форму. Ширина коры — 2,86 мм. У взрослого ширина коры поля 40, как и поля 39, выше 3 мм.

Сопоставляя особенности процесса развития, свойственные полю 39 и полю 40 нижней теменной области, следует отметить в основном сходный характер хода их формирования.

В обоих полях в 6 лунных месяцев выявляется начальная дифференцировка на слои. В 7 лунных месяцев имеется типичное семислойное строение коры. Во всех слоях коры наблюдается постепенное разрежение клеточных элементов, расположенных на ранних стадиях весьма компактно. Это разрыхление коры обусловлено раздвиганием клеточных тел, в связи с развитием дендритов, их разветвлений, а также аксонных сплетений. Ширина коры в обоих полях нижней теменной области в пренатальном периоде увеличивается незначительно и в основном рост ширины коры происходит после рождения. Начиная с момента появления стратификации и до стадии взрослого, ширина коры в обоих полях возрастает больше чем в 3 раза.

В возрасте 6 лунных месяцев в обоих полях можно выделить в слое I 5 подслоев. Темная густоклеточная полоса по периферии слоя I наблюдается на протяжении всего периода до рождения. Следы сгущения периферической части слоя I можно найти еще в глубине борозд у новорожденного.

Слой II является наиболее компактным слоем из всего поперечника коры на протяжении пренатального периода. Верхний его отдел оста-

ется плотным еще и у новорожденного. В нижней части слоя II у новорожденного уже имеются в небольшом числе пирамидные элементы.

Слой III отличается четкой правильной радиальностью, вообще характерной для структур нижней теменной области с ранних стадий развития. Особенно стройные и тонкие колонки клеток в слое III наблюдаются в поле 40. Радиальная исчерченность в поле 39 менее правильна, клеточные столбики более широки, так же как и просветы между колонками клеток. Ясного разделения слоя III на подслои не отмечается еще и у новорожденного. В обоих полях нижней теменной области обращает на себя внимание прогрессивный рост ширины слоя III, который на ранних пренатальных стадиях составляет $\frac{1}{5}$, после рождения — $\frac{1}{4}$, а у 7-летнего ребенка и взрослого — $\frac{1}{3}$ всей ширины коры. Уже у новорожденного в нижней части слоя III наблюдаются клетки, имеющие пирамидную форму, в то время как в верхних его частях основная масса элементов характеризуется круглой формой. Размеры клеток слоя III возрастают постепенно в обоих полях нижней теменной области. В периоде после рождения клетки слоя III, особенно подслоя III³, в поле 39 начинают преобладать и к возрасту 7 лет и у взрослого клетки слоя III в поле 39 по величине превосходят размер клеток слоя III в поле 40.

С появлением разделения коры на слои слой IV, отграниченный более светлыми слоями III и V, резко выделяется на общем фоне коры. В поле 39 слой IV представляется несколько более узким и компактным, в то время как на всех стадиях развития в поле 40 этот слой более широк, расщеплен на правильные столбики клеток и принимает участие, в общей радиальной исчерченности коры. Преобладание ширины верхнего этажа коры (I—IV) над нижним (V—VII) является весьма стойким признаком структур нижней теменной области на всех этапах развития, включая стадию взрослого. В периоде постнатального развития слой V претерпевает своеобразные изменения в отношении густоты и в росте составляющих его клеточных элементов. У взрослого характерной особенностью полей нижней теменной области является почти сплошной нижний этаж коры. Этот сплошной характер слоев V—VI особенно хорошо выражен в поле 40. В ранних возрастах оба поля нижней теменной области отличаются светлым слоем V, в позднейших стадиях граница слоя V со слоем VI ступеневывается. Следует отметить изменения, которые претерпевают клетки слоя V в обоих полях нижней теменной области. У новорожденного крупные клетки слоя V имеют одинаковую величину с клетками слоя III. Рост клеток продолжается в последующих возрастах, но в то время как у 7-летнего ребенка и взрослого крупные клетки слоя V не превосходят величины 24×20 мк, клетки слоя III (III³) в это время достигают 40×24 мк. Отставание в темпе роста величины клеток слоя V наблюдается, примерно, с возраста полугода, когда в подслое III³ уже встречаются единичные клетки, превосходящие размеры клеток слоя V. В дальнейшем идет постепенный, но очень медленный рост клеток слоя V, однако отставание в росте становится все более резким и в возрасте 7 лет клетки в подслое III³ превосходят величину клеток слоя V почти в 2 раза.

Слои VI—VII у новорожденного состоят из густо расположенных клеток, преимущественно овальной и вытянутой формы. В дальнейшем

начинает выявляться свойственная этому слою веретенообразная форма клеток.

Таким образом, сравнительное изучение цитоархитектонических признаков формирования коры нижней теменной области позволило установить некоторые общие сходные черты полей 39 и 40, а также и известные отличия деталей их структуры на отдельных этапах онтогенеза.

Следует подчеркнуть характерные особенности, свойственные нижней теменной области не только у взрослого человека, но и в более поздних возрастах постнатального периода, — чрезвычайную изменчивость строения, богатство местных различий, модификаций, индивидуальное своеобразие отдельных морфологических признаков, сложную структуру переходных участков вблизи границ со смежными корковыми формациями. Подобное многообразие строения типично и для коры филогенетически новейшей лобной области. Как уже упоминалось, дальнейшая дифференцировка коры, появление вариантов строения полей 39 и 40 — подполей происходит в процессе развития только после рождения.

Топография полей нижней теменной области в разных возрастах (рис. 69, 70 и 104) не претерпевает каких-либо смещений в ходе онтогенеза.

Анализ количественных показателей величины поверхности коры нижней теменной области и ее полей, расположенной в глубине борозд и на свободной поверхности, обнаружил существенные изменения этих соотношений в процессе развития. До 7 лунных месяцев выявляется преобладание величины поверхностного компонента общей поверхности коры нижней теменной области. В 7 лунных месяцев уже 50% всей поверхности коры нижней теменной области находится в глубине борозд, а на последнем месяце утробной жизни уже около $\frac{2}{3}$ поверхности коры нижней теменной области и ее полей оказывается скрытой в глубине борозд, сходно с тем, как это имеет место у взрослого человека.

Полученные данные измерений ширины коры поля 39 и поля 40 на разных стадиях развития свидетельствуют о постепенном росте ширины коры в соответствии с возрастом. Отмечается несколько более ускоренный темп роста ширины коры обоих полей на первых стадиях постнатального развития.

Как и следовало ожидать, величины поверхности коры всей нижней теменной области оказались минимальными на ранних и максимальными на наиболее поздних стадиях развития. На стадии первоначальной стратификации коры (6 лунных месяцев) поверхность коры нижней теменной области составляет лишь 8,1% средней величины взрослого, на последнем месяце утробной жизни еще только 14% средней величины взрослого. К возрасту 7 лет величина поверхности коры нижней теменной области все еще не достигает величины взрослого. Таким образом, рост поверхности коры нижней теменной области происходит в основном в периоде после рождения.

Поверхность коры поля 40 возрастает от 6 лунных месяцев до стадии взрослого по абсолютным величинам почти в 32 раза и к возрасту 7 лет составляет около 80% средней величины поля 40 взрослого человека. Более интенсивно в сравнении с полем 40 растет величина поверхности поля 39, которая от 6 лунных месяцев и до взрослого состояния

по абсолютным цифрам увеличивается в 38 раз. Нужно отметить, что минимальная величина поверхности коры поля 39 на ранних стадиях составляет лишь 2,6% средней величины взрослого, на последней из пренатальных стадий — еще только 9,7% средней цифры взрослого. Таким образом, рост количественных показателей поля 39 в сравнении с полем 40, а также с величинами всей нижней теменной области оказывается еще более сдвинутым на период после рождения.

Следует подчеркнуть своеобразие роста величины поверхности коры нижней теменной области в определенные сроки развития после рождения. К концу 1 года жизни величина поверхности коры нижней теменной области увеличивается в сравнении с новорожденным больше чем в 3 раза. К 2 годам жизни величины поверхности нижней теменной области и ее полей, имеющиеся у годовалого ребенка, удваиваются. В этом периоде величина всей нижней теменной области составляет уже около 80% величины взрослого. Этот момент относительно быстрого роста количественных показателей поверхности коры нижней теменной области к 2 годам жизни представляется существенно важным и позволяет связать его с функциональным развитием ребенка на данном этапе детства.

Следует подчеркнуть также некоторые особенности, характеризующие развитие поля 39 в онтогенезе человека в сравнении с полем 40. Эти различия касаются в первую очередь большей вариабельности качественных и количественных показателей, более высокого коэффициента колебания величины поверхности поля 39 на протяжении всего периода развития, а также и у взрослого. По-видимому, это свидетельствует об особенно больших индивидуальных различиях, свойственных полю 39. Сопоставление отличительных черт качественных и количественных показателей, присущих полю 39 в сравнении с полем 40, а также некоторых филогенетических данных позволяет прийти к предположению, что из двух полей нижней теменной области поле 39 является формацией более позднего происхождения и вместе с тем формацией, имеющей отношение к особенно сложным функциям.

Возрастание количественных показателей поверхности коры нижней теменной области по отношению к поверхности коры всего полушария в процессе онтогенеза (5% — в 6 лунных месяцев, 5,9% — у новорожденного и 7,7% — у взрослого), очевидно, является одним из важных морфологических признаков, характеризующих этот филогенетически новейший отдел коры больших полушарий. Представляет интерес тот факт, что рост относительных величин поверхности коры, наряду с нижней теменной областью, устанавливается также в лобной и височной областях большого мозга, относящихся к числу эволюционно наиболее новых территорий коры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Некоторые данные хода развития морфологических признаков нижней теменной области представляется возможным сопоставить с литературными данными возрастной физиологии о развитии высшей нервной деятельности ребенка. Несомненно, заслуживает внимания своеобразная, присущая структурам нижней теменной области тенденция

к прогрессивному росту ширины слоя III, который на ранних стадиях составляет $\frac{1}{5}$, у новорожденного — $\frac{1}{4}$, а у взрослого — $\frac{1}{3}$ всей ширины поперечника коры. Это изменение соотношений слоя III в онтогенезе человека, наряду с особой интенсивностью роста клеток этого слоя, соответствует его возрастающей роли в развитии корковых механизмов.

Следует отметить совпадение сроков дифференцировки клеточных элементов всех слоев коры нижней теменной области и сроков образования прочных условных рефлексов со всех афферентных систем, устанавливаемых физиологическими наблюдениями к полугоду жизни (Н. И. Касаткин, 1948). Отмеченная значительно большая скорость темпа роста ширины коры и большая интенсивность дифференцировки в первые недели постнатальной жизни в сравнении с последующими стадиями может быть сопоставлена в какой-то мере с развитием функций на данной фазе онтогенеза.

Несомненные сдвиги качественных и количественных показателей на определенных этапах развития ребенка (2 года и 7 лет жизни) являются, видимо, морфологическим выражением возрастающего значения функциональных механизмов, связанных с корой нижней теменной области.

Данными физиологических исследований и педагогической практикой показано, что 1-й год жизни ребенка является периодом развития, имеющим большое значение, поскольку на этом этапе уже начинается становление условнорефлекторной деятельности на словесные раздражители, а к 2 годам словесные раздражители уже приобретают преимущественное значение (М. М. Кольцова, 1958; Н. И. Красногорский, 1958). Литературные сведения о развитии высшей нервной деятельности ребенка дают основание полагать, что комплексные двигательные акты, имеющие отношение к манипулированию с предметами и сложным действиям, связанным с ориентировкой в пространстве, игровой деятельностью, требуют уже высокой степени развития рецепторных систем и образования и накопления достаточного количества условных связей со всех анализаторов. Два года жизни ребенка являются этапом формирования сложных целенаправленных специализированных действий, а также поразительно быстрого развития речевой деятельности и появления первых признаков становления абстрактного мышления.

Педагогической практикой, а также физиологическими исследованиями установлена высокая способность к анализу и синтезу к возрасту 7 лет, чем обусловлено начало школьного обучения детей. Согласно морфологическим данным по основным качественным и количественным показателям к возрасту 7 лет отмечается весьма интенсивное развитие нижней теменной области и цитоархитектоника ее формаций уже близка к мозгу взрослого.

Обнаруженные особенности развития структурных признаков нижней теменной области в онтогенезе хорошо согласуются с данными сравнительной анатомии о нижней теменной области как филогенетически новейшем отделе полушария, а также с клиническими данными о специализированном значении этой корковой территории для высшей нервной деятельности человека.

ПОСТЦЕ
ЗРИТЕЛЬ

На основ
дал, что дви
ничен от ко
сих пор еще
представлены
В литера
А. А. Отели
бенностях сво
В онтогенезе
бодные нервн
капсулирован
тальной жизни
вопрос о прин
видам чувстви
в онтогенезе
С. Н. Смирнов
позвоночных у
В. М. Бех
низации волок
полагает, что т
чувствительнос
ное чувство. П
после рождени
анализатора л
ных элементов
ными клетками
отростков.
В настоящ
витию следую
верхней теменн
ному концу это

Глава VII

ПОСТЦЕНТРАЛЬНАЯ И ВЕРХНЯЯ ТЕМЕННАЯ ОБЛАСТИ. ЗРИТЕЛЬНЫЙ БУГОР, НЕЖНЫЕ И КЛИНОВИДНЫЕ ЯДРА. КОЖНЫЙ АНАЛИЗАТОР

На основании опытов Н. И. Красногорского И. П. Павлов утверждал, что двигательный анализатор в коре мозга более или менее ограничен от кожно-механического анализатора. Следует указать, что до сих пор еще не выяснено, каким образом все виды чувствительности представлены в коре головного мозга.

В литературе имеются некоторые данные (Н. И. Зазыбин, 1936; А. А. Отелин, 1953, 1961; Н. С. Сутулова, 1960, и др.) о возрастных особенностях свободных и инкапсулированных нервных окончаний кожи. В онтогенезе человека раньше (2—3 лунных месяца) появляются свободные нервные окончания, позднее образуются различного вида инкапсулированные рецепторы, которые развиваются не только в пренатальной жизни человека, но и после рождения. До сих пор в литературе вопрос о принадлежности разных по форме рецепторов к тем или иным видам чувствительности не решен, но неодновременность их развития в онтогенезе указывает скорее на их относительную специфичность. С. Н. Смирнова (1955) отмечает неоднородный клеточный состав межпозвоночных узлов и неоднородность их развития.

В. М. Бехтерев (1950) и другие указывают на разные сроки миелинизации волокон задних корешков спинного мозга. В. М. Бехтерев предполагает, что тонкие волокна служат для проведения кожной (болевой) чувствительности, толстые волокна проводят главным образом мышечное чувство. Полностью волокна заднего корешка развиваются только после рождения. Следует заметить, что ни одно образование кожного анализатора любого уровня нервной системы не состоит из единообразных элементов. Задние рога спинного мозга также представлены нервными клетками, отличающимися как по величине, так и по строению отростков.

В настоящей главе будет уделено внимание индивидуальному развитию следующих звеньев кожного анализатора: постцентральной и верхней теменной областям коры большого мозга, относящимся к корковому концу этого анализатора, ядрам зрительного бугра, в частности

латеральному и полулунному, наиболее тесно связанным с кожным анализатором, а также нежному и клиновидному ядрам продолговатого мозга, имеющим частичное отношение к кожному анализатору и являющимися местом переключения импульсов отдельных видов чувствительности от спинного мозга к зрительным буграм.

Строение коры постцентральной и верхней теменной областей мозга взрослого человека изучалось рядом авторов¹. Имеются работы о строении коры мозга, преимущественно относящейся к кожному анализатору в онтогенезе человека (И. Н. Филимонов, 1929, 1934; Альдама — Aldama, 1930; Г. И. Поляков, 1937, 1949; Конель — Conel Le Roy, 1939, 1963; И. И. Гутнер, 1945; В. М. Минаева, 1948, 1959, 1961).

Следует отметить ряд работ по развитию функции этого анализатора человека (Н. И. Красногорский, 1907, 1958; В. М. Бехтерев, 1925; Н. И. Касаткин, 1948, 1951; А. Пейпер, 1962, и др.). Однако в целом кожный анализатор человека изучен еще недостаточно.

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

Отношение величины поверхности коры, скрытой в бороздах, ко всей поверхности коры области или поля с возрастом изменяется. Для полей верхней теменной области это отношение выражается следующим образом (табл. 1).

Таблица 1

Отношение величины поверхности коры полей верхней теменной области к поверхности коры всей области (в процентах)

Поля	6 лунных месяцев	7 лунных месяцев	Новорожденный	Взрослый
Поле 5	20	30	51	70
» 7	5	50	57	72—73
Подполе 7 α	20	57	68	До 80—85
» 7 β	15	45	50	» 90—95

Изменение этого отношения тесно связано с развитием борозд.

В мозгу плода 5 лунных месяцев нет еще закладки борозд, кроме сильвиевой ямки, которая появляется раньше. В это время на месте будущей закладки центральной борозды намечается граница между полями 3 и 4 (рис. 71). В поле 3 клетки располагаются гуще, чем в поле 4. На месте будущего слоя V обнаруживаются клеточные элементы несколько крупнее остальных клеток поперечника коры.

Ранее всех из борозд, имеющих отношение к постцентральной и верхней теменной областям, уже в 3 лунных месяца закладывается сильвиева борозда, ограничивающая постцентральную область снизу. На 6-м лунном месяце появляется центральная борозда, несколько позд-

¹ См. Цитоархитектоника коры большого мозга человека. Медгиз, 1949, стр. 273—296.

нее — постцентральная, к 7-му лунному месяцу появляется субцентральная борозда. В верхней теменной области раньше других (в начале 6-го лунного месяца), одновременно с постцентральной бороздой, закладывается теменно-затылочная, а межтеменная появляется несколько позднее. Вторичные борозды обнаруживаются позднее — так, верхняя теменная борозда и боковая теменная борозда (борозда Бриссо) отмечаются на 7-м лунном месяце, т. е. в то же время, что и субцентральная. Третичные борозды появляются в конце внутриутробной жизни (к 8—10-му лунному месяцу).

В мозгу новорожденного обнаруживаются все первичные и вторичные борозды. Они не глубоки, стенки их имеют еще не столь сложное строение, как в последующих стадиях, особенно это относится к межтеменной и постцентральной бороздам. Наиболее сложное строение в этом возрасте обнаруживается в теменно-затылочной и центральной бороздах.

Развитие теменно-затылочной борозды происходит у человека в основном в пренатальном периоде, межтеменной борозды, особенно ее заднего отдела, — в периоде после рождения.

В литературе известно, что кожа на всем протяжении тела по строению рецепторов и в функциональном отношении неравнозначна.

Рука — орган труда — выделяется как орган осязания, так как ни одна другая часть нашего тела не способна в такой мере осязать предметы, ощущать их форму, определять качество предметов, различные колебания температуры и т. д.

Цитоархитектонические данные при изучении коры мозга указывают на то, что те поля, которые связаны главным образом с верхней конечностью, у человека достигают максимального развития.

Анатомо-физиологические особенности как плода, так и ребенка до сих пор исследованы еще недостаточно. Имеются отдельные указания на возможность выработки условных рефлексов в пренатальном периоде человека, однако большинство авторов (Н. И. Касаткин, 1948; Н. П. Фигурин и М. П. Денисов, 1949; Декабан — Decaban, 1954) считают, что условнорефлекторная деятельность появляется у человека только после рождения. Известно, что у новорожденного поверхностная чувствительность — болевая, тактильная температурная — обнаруживается только в зачаточной форме. Чувство локализации отмечается лишь спустя несколько месяцев и даже лет (к 2 годам) после рождения. Ориентировка в пространстве развивается у ребенка на протяжении нескольких лет (В. С. Фарфель, 1960).

Кожей воспринимаются отдельные и комплексные, термические, механические и другие раздражения, высший анализ и синтез которых осуществляется в корковом конце кожного анализатора: в постцентральной области, преимущественно по соматотопическому типу, в верхней теменной области — в основном по органам (рука, нога).

ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА

Постцентральная область мозга человека занимает почти всю заднюю центральную извилину, часть парацентральной дольки и покрышку центральной борозды. Разделяется на поля 3/4, 3, 1, 2 и 43.

Кора постцентральной области неширока (2—2,6 мм у взрослого), богата клетками, более густо расположенными в полях 3 и 3/4. Особенно характерно сильное развитие зернистых слоев II и IV (за исключением подполя 3/4, вследствие чего горизонтальная исчерченность выявляется более четко, чем в верхней теменной области. Просветление в слое V выступает менее резко, чем там.

Верхняя теменная область занимает в основном на наружной поверхности полушария верхнюю теменную дольку, на внутренней — предклинье. Ее границы проходят в постцентральной, межтеменной, теменно-затылочной и подтеменной бороздах. Передняя граница (впереди от восходящей ветви мозолисто-краевой борозды) и задняя, а также нижне-задняя на внутренней поверхности полушария на некотором протяжении проходят по свободной поверхности и устанавливаются только цитоархитектонически.

В состав верхней теменной области входят поле 5, располагающееся впереди, поле 7 — более кзади, и теменно-затылочные подполя 7a и 7s — на границе с затылочной областью. Подполе 7s расположено кзади от подполя 7a, занимает в задних отделах межтеменной борозды дно и верхнюю ее стенку, окружает наружный конец теменно-затылочной борозды, а на внутренней поверхности полушария занимает небольшую часть ее передней губы, переднюю стенку и часть дна. Подполе 7s имеет единую закладку.

В развитии структуры полей коркового конца кожного анализатора обнаруживаются как некоторые общие закономерности развития новой коры, так и присущие каждому полю.

До 5¹/₂ лунных месяцев кора всех полей кожного анализатора представляется не разделенной на слои.

С 6 до 7 лунных месяцев отмечается разделение коры на комплексы слоев — верхний, средний, и нижний. Только в коре плода 7 месяцев начинают выделяться основные слои коры, ранее всех слои V и VI.

В последующем из верхнего комплекса слоев дифференцируются клетки слоя II и верхнего отдела слоя III, из среднего — клетки подслоя III³, IV и верхнего подслоя V¹, из нижнего — подслоя V² и слой VI. Кажущееся сужение слоев II и IV происходит вследствие того, что их мелкие, еще не дифференцированные округлые клетки преобразуются в пирамидные клетки подслоя III³ и IV. Следовательно, слои III и V генетически неоднородны; слой III закладывается в верхнем и среднем комплексе слоев, слой V — в среднем и нижнем.

Постцентральная область

Поле 1. Кора поля 1 у плода 5¹/₂ лунных месяцев (рис. 72, а) еще слабо дифференцирована, в ней намечается незначительное разделение клеток на нижнем отделе. Ширина коры 1 мм. В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 72, б) ширина коры — 1,2 мм. Выделяются первичные комплексы слоев, верхний, средний и нижний, так как на месте слоев III² и V² появляются светлые полосы. Отмечается различная степень дифференцировки структуры в нижнем и верхнем комплексах. Клетки слоя V вытягиваются и увеличиваются, приближаются к пирамидной

форме, в них начинает преобладать по относительной величине протоплазма над ядром. В клетках же слоя III пирамидизация только начинается. Размеры клеток— 2×2 , 3×3 , 4×3 мк.

В возрасте 7 лунных месяцев ширина коры—1,2 мм. Комплексы слоев отграничиваются яснее, чем ранее, так как светлые полосы в слоях III и V становятся шире. Нижний комплекс делится на слои V и VI. Приток мигрирующих клеток из матрикса уменьшается (рис. 72, в).

На 8-м лунном месяце ширина коры поля I равна 1,25 мм (рис. 72, г). Богатые клетками слои II и IV чередуются с более светлыми слоями III и V, радиальная исчерченность выражена лучше в нижних слоях.

Слой I состоит из клеток треугольной и зернистой формы. Его слоистое строение, отмеченное ранее, постепенно стирается. Размер клеток— 3×3 , $2\frac{1}{2} \times 3$ мк, но местами обнаруживаются и клетки до 8×10 и 9×11 мк. Слой II богат клетками, резко отграничен от слоя I и постепенно переходит в слой III, состоит из зернистых и треугольных клеток размером 2×2 , 3×3 , 3×4 мк. Слой III состоит из клеток, по форме уже приближающихся к пирамидным, более густо располагающихся в нижнем и верхнем отделах. Границы с соседними слоями неясные. Крупные и мелкие клетки распределяются по всему слою. Размер клеток— 3×3 , 7×6 , 7×8 мк. Слой IV состоит из зернистых клеток, расположенных густо, особенно в центре слоя. Размер клеток— 2×2 , $2 \times 2\frac{1}{2}$ и 3×3 мк. Слой V светлее соседних слоев, большинство его клеток по форме приближается к пирамидным. Размер их— 3×3 , 6×7 , 9×11 мк. Слой VI+VII компактен. Размер клеток— 3×3 , 4×5 , 6×7 мк.

У новорожденного ширина коры поля—1—1,5 мм (рис. 73, а). Кора богата клетками, несколько реже расположенными, чем ранее. Отмечается радиальная исчерченность, хотя просветы между рядами клеток еще очень узки, заметна горизонтальная исчерченность.

Слой I несколько беднее клетками, чем в более ранних возрастах, клетки круглой и треугольной формы, на периферии слоя заметно их скопление. Размер клеток— 3×3 , 4×5 и отдельных клеток— 7×10 мк. Слой II компактен, резко отграничивается от слоя I и постепенно переходит в слой III. Размер клеток 3×3 , 4×6 мк. Слой III состоит преимущественно из пирамидных клеток различной величины. Разделяется на подслои таким образом, что наиболее крупные клетки располагаются в подслое III³. Размер клеток— 3×4 , 4×6 , 5×9 мк. Слой IV компактен, клетки зернисты, размер их— 3×3 , 4×4 , 3×4 мк. Слой V светлее соседних слоев. Большая часть клеток пирамидной формы, их размер— 3×7 , 5×8 , 6×10 мк. Слой VI+VII богат клетками, особенно в средних отделах, клетки различной формы, размер их— 3×6 , 4×7 , 4×10 мк.

Кора в возрасте $5\frac{1}{2}$ месяцев жизни (1,8 мм—рис. 73, б) более развита, отдельные слои ее становятся шире и менее компактны, клетки становятся крупнее. Радиальная исчерченность более выражена, чем у новорожденного.

У годовалого ребенка (рис. 73, в) ширина коры 2 мм. Кора более развита, чем ранее. Но только в мозгу двухлетнего ребенка (рис. 73, г) достигается характерное для поля I взрослого соотношение отдельных слоев и клеток. Однако кора и в этом возрасте еще не так широка

(2,1 мм), как у взрослого, клетки ее еще не имеют той величины, которой они достигают в мозгу взрослого, особенно клетки подслоя III³.

У 4-летнего ребенка (рис. 74, а) ширина коры — 2,3 мм, клетки становятся значительно крупнее, расположены более редко, граница коры с белым веществом более постепенна, что характерно и для взрослого.

В возрасте 7 лет (рис. 74, б) кора в среднем имеет ширину 2,6 мм, равную ширине коры поля 1 взрослого человека. После 7-летнего возраста в поле 1 как в ширине коры, так и в величине отдельных клеточных элементов существенных изменений не происходит.

Поле 2 по срокам развития сходно с полем 1, хотя имеются и некоторые особенности в дифференцировке коры. Оно несколько запаздывает в своем развитии.

Поле 3 в возрасте 5 лунных месяцев и несколько раньше уже отличается от поля 4 (см. рис. 71). В поле 3 малодифференцированные клетки располагаются гуще, чем в поле 4. В поле 4 на месте слоя V выделяются более крупные в сравнении с другими клетки.

В возрасте 6 лунных месяцев поле 3 возможно отграничить и от других полей. Его кора (1,2 мм ширины) очень богата клетками, как и в поле 1, разделяется на верхний, средний и нижний комплексы слоев. Клетки несколько вытягиваются, что особенно заметно в нижнем комплексе. Верхний и средний комплексы слоев относительно широки.

В возрасте 7—8 лунных месяцев из комплекса слоев отграничиваются основные слои коры (рис. 75, а).

У новорожденного поле 3 еще недостаточно дифференцировано (рис. 75, б), особенно слой III. Кора (1,2 мм) богата преимущественно мелкими клетками, особенно густо расположенными в слоях II, IV и VI.

К 5½ месяцам (рис. 75, в) ширина коры — 1,4 мм. Слои II и IV остаются еще очень компактными, слой III расширяется, граница коры с белым веществом резка. Клетки становятся крупнее и располагаются более редко, чем ранее.

У годовалого ребенка (рис. 75, г) ширина коры — 1,9 мм. Кора становится менее густоклеточной, приобретает характерное для этого поля строение как по соотношению слоев, так и клеточных элементов. В дальнейшем еще наблюдается расширение коры и ее отдельных слоев, клетки располагаются более редко и увеличиваются в размерах, особенно к 4 годам.

У ребенка 2 лет ширина коры — 2 мм (рис. 76, а) по цитоархитектонической характеристике напоминает кору поля 3 взрослого человека. В возрасте 4 и 7 лет (рис. 76, б и 7, в) происходит дальнейшее разрежение всей коры, увеличение клеточных элементов, особенно в слоях III и V, а также некоторое разрежение слоя VI+VII. Ширина коры в возрасте 7 лет такая же, как и у взрослого — 2 — 2,1 мм.

Подполе 3/4. Развитие структуры подполя 3/4 происходит почти одновременно с полем 3. Оно является переходным между полями 3 и 4.

Поле 43 в 6 лунных месяцев отграничивается от соседних с ним полей не так ясно, как другие поля. У новорожденного поле 43 менее дифференцировано, чем другие поля, и в периоде после рождения оно продолжает развиваться несколько дольше, чем другие поля постцентральной области.

В задних отделах поле 43 по структуре сходно с полем 40, а в передних — с полем 6 (с подполем 6 ор). На границе с инсулярной областью и с полями 3,1 и 2 выделяются участки смешанной структуры. В мозгу взрослого поле 43 разделяется на 4 подполя: переднее, заднее, нижнее и верхнее, причем между этими подполями имеются относительно широкие переходные зоны.

В основном формирование клеточной структуры коры в постцентральной области происходит к 1—2 годам жизни ребенка, когда кора приобретает выраженные цитоархитектонические признаки. Но ее развитие продолжается и далее; расширяется кора, увеличиваются размеры клеток, которые с возрастом располагаются реже.

Общие характерные цитоархитектонические признаки постцентральной области выявляются в онтогенезе раньше, чем в лобной, нижней теменной, височной и даже верхней теменной и затылочной области и несколько позднее, чем в прецентральной и лимбической.

Верхняя теменная область

В развитии структуры коры верхней теменной области, как и постцентральной, в пренатальном периоде можно отметить два этапа. На первом этапе — от 5½ до 7 лунных месяцев происходит разделение корковой пластинки на первичные клеточные комплексы слоев. Слой I уже при первоначальной закладке корковой пластинки хорошо отграничивается от нее, тогда как в корковой пластинке слоистость выявляется только с 6-го лунного месяца. Первоначально в нижнем отделе коры в слое V, а несколько позднее в слое III (подслой III²) появляются светлые полосы, которые и разделяют ее на три первичных комплекса: верхний, средний и нижний. Второй этап развития коры характерен разделением ее поперечника на основные 6 слоев. Полностью клеточная структура верхней теменной области дифференцируется после рождения.

В возрасте 5½ лунных месяцев ширина коры на протяжении всей верхней теменной области изменяется мало (от 0,95 до 1 мм), кора компактна, особенно на границе со слоем I. В слое I клетки расположены неравномерно, он может быть подразделен на подслои (до 5 подслоев). На месте, соответствующем слою III, клеточные элементы несколько разрежены. В нижнем отделе коры видна довольно широкая светлая полоска, отделяющая нижний комплекс эмбриональных слоев. Размер клеточных элементов всего поперечника коры колеблется от 2×2 до 3×3 мк. Граница между корковой пластинкой и белым веществом резкая. В белом веществе — большое количество мигрирующих клеток размером в 2×2 и 3×3 мк. Степень дифференциации структуры коры в пределах одной и той же области уже неодинакова. Руководствуясь незначительными ее структурными отличиями (различная степень просветления в области слоев III и V, большая или меньшая густоклеточность верхних и нижних слоев коры), удастся выделить участки коры, соответствующие полям 5 и 7 (рис. 77, а и 80, а). В поле 5 светлые полосы в поперечнике коры выражены яснее, нижний комплекс слоев коры несколько разреженней. Точное же разграничение полей до 6 лунных месяцев не представляется возможным, так как те признаки, благодаря

которым можно отличить поля в центральной части, к границам полей постепенно стираются.

Поле 5. В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 77, б) ширина коры равна 1,1 мм. Выделяются первичные комплексы слоев, особенно густ средний. Клетки слоя V увеличиваются в размерах, несколько вытягиваются, некоторые из них приобретают форму, близкую к пирамидной, в то время как клетки слоя III еще очень малы, их пирамидизация только намечается. В белом веществе большое количество мигрирующих клеток, отграничение коры не так резко, как в последующих возрастах. Более крупные клетки расположены в нижних слоях коры.

В возрасте 7 лунных месяцев ширина коры равна в среднем 1,15 мм. В коре отдельные комплексы слоев отграничиваются более четко, так как светлые полосы в слоях III и V становятся более широкими и разреженными.

На 8-м лунном месяце (рис. 77, в) ширина коры равна 1,2 мм. Уже возможно разделение коры на основные слои. Кора горизонтально исчерчена вследствие чередования богатых клетками слоев II и IV с более светлыми полосами. Радиальная исчерченность отмечается главным образом в нижних слоях. Клеточные элементы различной величины и формы.

У новорожденного (рис. 77, г) яснее выражены архитектурные признаки, которыми поле 5 отличается от других полей верхней теменной области. Наиболее характерный признак — хорошо выраженные относительно крупные пирамидные клетки V слоя. Ширина коры равна 1,21 мм. Нижний и верхний этажи коры почти равны. Слой III относительно еще узок. Наиболее компактны слои II и IV. Граница коры с белым веществом резкая. Слой I беден клетками, на периферии его заметен ободок из более плотно расположенных клеток. Размер клеток — 3×3 , 8×6 мк, отдельные многоугольные и продолговатые клетки размером до 9×12 мк выявляются главным образом только в глубине борозд. Слой II густоклеточен, резко отграничен от слоя I, постепенно переходит в слой III. Клетки зернистой и треугольной формы, размер их равен 3×3 , 7×6 мк. Слой III состоит в основном из пирамидных клеток, еще незрелой формы. Отмечается радиальное их расположение. Слой IV густоклеточен, зернистые и треугольные клетки располагаются в слое равномерно, размер 4×4 , 6×6 , 6×5 мк. Слой V особенно характерен — на светлом его фоне обнаруживаются крупные пирамидные клетки размером от 7×6 до 17×10 мк. Слой VI+VII хорошо отграничивается от более светлого слоя V. Клетки расположены наиболее густо в середине слоя, они различной величины и формы — пирамидные, веретенообразные, звездчатые размером — 4×4 , 7×4 мк.

В мозгу ребенка 5½ месяцев кора расширяется (1,65—1,8 мм), особенно за счет верхнего этажа, более широкого, чем нижний. В более поздних возрастах клетки крупнее и располагаются реже, чем у новорожденного (рис. 78, а).

В возрасте 1 года клетки в коре (1,6—1,9 мм ширины) располагаются реже, чем в предыдущем возрасте. Верхний этаж шире нижнего, главным образом за счет слоя III. Граница коры с белым веществом уже не так резка, как ранее (рис. 78, б).

В возрасте
ются еще реже
слоев являются
степени диффе
отношению.
тов) кора в эт
(рис. 78, в).
В 4-летнем
В возрасте
выражена радиа
полагаются в сл
По цитоарх
ближе к полям
менным. Наличи
плотность слоя
участке поля 5
них теменных по
области. Это схо
ранних возраста
кора поля 5 н
реже, а слой V
крупны.
У взрослого
2,5 мм), горизонт
ности слоев II и I
женных группами
на подслои, ради
в белое вещество.
Поле 7. В пр
развития, что и п
его особенностям
В возрасте 5½
Слой I имеет так
клетками, компакт
режение клеток, в
стинки с белым ве
В возрасте 6
Выделяются компл
элементы слабо д
вой пластинки вид
нуты по форме. Ра
мигрирующих кле
В возрасте 7
комплексы слоев о
ления в слоях III
видны крупные кле
в коре овальной кле
рампидизироваться.
10.

В возрасте 2 лет ширина коры — 1,9—2,1 мм. Клетки располагаются еще реже, чем у годовалого ребенка. Наиболее светлыми из всех слоев являются слои III и V, наиболее темными — слои II и IV. По степени дифференциации, цитоархитектонике отдельных слоев (их взаимоотношению, расположению и соотношению в них клеточных элементов) кора в этом возрасте приближается к коре мозга взрослого (рис. 78, в).

В 4-летнем возрасте ширина коры — 2,22 мм (рис. 79, а).

В возрасте 7 лет ширина коры — 2,26—2,5 мм. Довольно хорошо выражена радиальная исчерченность, крупные пирамидные клетки располагаются в слоях III и V. Наиболее плотны слои II и IV (рис. 79, б).

По цитоархитектонической структуре поле 5 в ранних возрастах ближе к полям постцентральной области, а в поздних стадиях — к теменным. Наличие крупных пирамидных клеток в слое V и меньшая плотность слоя IV (на внутренней поверхности полушария) в переднем участке поля 5 заставляют считать его переходным не только от верхних теменных полей к постцентральной, но и к полю 4 прецентральной области. Это сходство в строении обнаруживается особенно в более ранних возрастах (приблизительно до 1 года). На границе с полем 4 кора поля 5 наиболее широка, в слое IV клетки располагаются реже, а слой V наиболее широк, и пирамидные клетки в нем более крупны.

У взрослого поле 5 характеризуется шириной коры (в среднем 2,5 мм), горизонтальной исчерченностью, вследствие хорошей выраженности слоев II и IV, просветлением в слое V и наличием в нем расположенных группами крупных пирамидных клеток, разделением слоя III на подслои, радиальной исчерченностью и нерезким переходом коры в белое вещество.

Поле 7. В пренатальном онтогенезе поле 7 проходит те же стадии развития, что и поле 5, но с некоторыми характерными только для него особенностями.

В возрасте 5½ лунных месяцев (рис. 80, а) ширина коры — 0,96 мм. Слой I имеет такое же слоистое строение, как и поле 5. Кора богата клетками, компактна, на месте слоя III намечается едва заметное разрежение клеток, в слое V видно просветление. Граница корковой пластинки с белым веществом резкая.

В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 80, б) ширина коры — 1,2 мм. Выделяются комплексы слоев — верхний, средний и нижний. Клеточные элементы слабо дифференцированы, только в нижних отделах корковой пластинки видны более крупные клетки, некоторые из них вытянуты по форме. Размер клеток — 2×2 , 4×3 мк. В белом веществе много мигрирующих клеток.

В возрасте 7 лунных месяцев ширина коры равняется 1,25 мм, комплексы слоев отграничены более четко, чем ранее, полосы просветления в слоях III и V шире, светлая полоса в слое V яснее, чем в слое III. На периферии слоя I сохраняется сгущение клеток, местами видны крупные клетки до 8×10 мк. Большинство клеточных элементов в коре овальной формы; в слоях III и особенно V клетки начинают пирамидизироваться.

На 8-м лунном месяце (рис. 80, в) ширина коры в среднем — 1,25 мм, заметно разделение коры на основные слои. По периферии слоя I клетки расположены гуще, чем в остальной его части. Размеры клеток — 3×3 , 4×5 мк, но встречаются отдельные клетки до 9×5 мк. Слой II компактен, особенно на границе со слоем I, состоит из зернистых и треугольных клеток от 2×2 м до 4×5 мк. В слое III клетки расположены равномерно. Граница с соседними слоями нерезкая. Размер клеток — от $5 \times 3,5$ до 10×12 мк. Слой IV компактен, состоит из мелких зернистых клеток 3×3 , 4×4 мк. Слой V значительно светлее соседних слоев; в нем продолжается пирамидизация клеток, но они большей частью еще грушеобразны; в нижнем отделе слоя клетки расположены несколько реже, чем в верхнем. Размер клеток — 7×6 , 14×12 мк. Слой VI+VII богат клетками различной величины и формы (3×3 , 4×4 , 4×6 мк).

У новорожденного (рис. 80, г) кора (1,3 мм) богата клетками, в ней хорошо выражена горизонтальная и радиальная исчерченность. Верхние слои шире нижних, но не в такой мере, как у взрослого. Хорошо выражено просветление в слое V. Пирамидные клетки в слое V крупнее, чем в слое III, у взрослого это соотношение обратное. Клетки слоя III еще слабо дифференцированы. Слой I значительно беднее клетками, чем в более ранних возрастах, на периферии слоя заметно скопление клеток, местами встречаются довольно крупные клетки до 9×12 мк, главным образом в бороздах. Слой II компактен, особенно на границе со слоем I. Слой III разделяется на подслои, хотя еще и не так ясно, как в дальнейшем. Клетки у новорожденного еще не имеют характерной пирамидной формы, скорее грушевидные. Размер 7×4 , 9×6 мк. Слой IV компактен, клетки зернисты (3×3 , 4×4 , 4×5 мк). Слой V светлее соседних слоев, в верхнем его отделе клетки располагаются несколько гуще, чем в нижнем. Клетки большей частью пирамидной формы — $7,3$, 10×6 мк. Слой VI+VII богат клетками, особенно в середине слоя; клетки пирамидной, треугольной и веретенообразной формы, от 7×3 до 10×4 мк.

В мозгу 5½-месячного ребенка ширина коры равна 1,71 мм. Верхний этаж коры шире, чем нижний. Клетки крупнее и располагаются более редко, чем в коре у новорожденного, хорошо выражены слои II и IV. Граница коры с белым веществом остается еще довольно резкой (рис. 81, а).

У годовалого ребенка (рис. 81, б) продолжается расширение коры поля 7 (2,03 мм). Верхний этаж коры шире нижнего. Клетки в коре располагаются менее плотно, особенно в слоях II и IV (рис. 81, б).

В 2-летнем возрасте ширина коры равна 2,2—2,3 мм. Верхний этаж еще шире нижнего. Обнаруживаются все основные цитоархитектонические признаки, свойственные этому полю у взрослого.

В верхнем отделе слоя IV заметно просветление — ясно выделяется подслой IVa (рис. 81, в).

В возрасте 4 лет ширина коры — 2,2—2,5 мм (рис. 82, а). Клетки становятся крупнее.

Радиальная исчерченность выявляется лучше в нижних слоях. Переход коры в белое вещество постепенен.

У 7-летнего ребенка ширина коры (рис. 82, б) равна приблизительно ширине коры взрослого человека (2,6 мм). Клеточные элементы также достигают величины клеток мозга взрослого, особенно крупны клетки в подслое III³ и слое V. Слои II и IV хорошо выражены и придают коре горизонтальную исчерченность. Кора как по ширине и по степени дифференцировки клеток и слоев, так и по величине клеточных элементов приближается к коре мозга взрослого.

В мозгу 7-летнего ребенка слой III в некоторых местах занимает больше $\frac{1}{3}$ ширины всей коры.

На границе с лимбической областью в поле 7 можно выделить теменно-лимбическое подполе. Характер поля 7 несколько меняется кпереди, кзади и книзу (на границе с полями 40 и 39).

Если до 2-летнего возраста кора поля 7 претерпевает большие цитоархитектонические изменения, то в последующие годы жизни (2 и 4 года) в общей клеточной архитектуре этого поля значительных изменений не выявляется, хотя еще до 7-летнего возраста продолжается расширение коры и увеличение ее клеточных элементов.

Теменно-затылочные подполя 7a и 7s представляют переход от теменных полей к затылочным. Подполе 7a больше по своему строению сходно с верхней теменной областью, а подполе 7s — с затылочными полями. Ряд признаков отличают их от поля 7: кора несколько уже, верхний этаж по ширине преобладает над нижним, нет деления слоя IV на подслои. В отличие от полей затылочной области нижний этаж подполей 7a и 7s несколько шире, кора менее богата клетками, особенно слой IV.

Подполе 7a в мозгу взрослого характеризуется средней шириной коры (2,4 мм), радиальной исчерченностью, проходящей через все слои, местами наличием крупных пирамидных клеток в слоях III и V, сплошным (в отличие от поля 7) не разделенным на подслои слоем IV. Подполе 7s характеризуется средней шириной коры (2,2 мм), общей мелкоклеточностью, слабее выраженной радиальной исчерченностью, сплошным слоем IV, очень узким, уже, чем в подполе 7a, нижним этажом коры и более резким переходом коры в белое вещество.

В возрасте 6 лунных месяцев кора богата клетками, горизонтально исчерчена, в связи с наличием более светлых полос в слоях V и III. Поперечник коры, как и в основном поле, разделен на три первичных комплекса. Клеточные элементы коры, в слое V более треугольной формы, а в слое III несколько вытянутые, но еще не приобретают пирамидной формы, граница коры с белым веществом резкая.

В возрасте 7 лунных месяцев деление коры на комплексы становится более ясным. Кора богата клетками, граница ее с белым веществом резкая. Нижний отдел коры более дифференцирован, чем верхний, причем в подполе 7s этот признак выражен лучше, на основании чего удается разграничить подполя 7a и 7s. Ширина коры в этих подполях также несколько различна: в 7a она в среднем равна 1,13 мм; в 7s — 1 мм.

У новорожденного ширина коры подполя 7a равна 1,15 мм, хорошо выражена горизонтальная исчерченность. Верхний этаж коры шире, чем нижний, кора богата клетками, граница ее с белым веществом

резкая. Клеточные элементы отдельных слоев еще недостаточно дифференцированы, в 2—3 раза меньше соответствующих клеток мозга взрослого человека.

У новорожденного кора подполя 7s более дифференцирована, чем кора основного поля 7 и подполя 7a; ее ширина — 1,2 мм; она горизонтально исчерчена; граница с белым веществом резкая. Слой I беден клетками круглой и треугольной формы. Слой II образован зернистыми и треугольными клеточными элементами, располагающимися гуще на границе со слоем I. Размер клеток 4×4 , 6×5 мк. В слое III клетки имеют пирамидную форму, хотя и не совсем еще характерную, расположены реже, особенно в середине слоя (7×7 и 10×9 мк). Слой IV состоит преимущественно из круглых и зернистых треугольных клеток, компактен (4×4 , 6×6 мк), слой V — из пирамидных клеток, несколько гуще расположенных в верхних его отделах (4×3 , 9×7 мк). В слое VI+VII форма клеток разнообразная (4×4 , 10×4 мк).

Подполя 7a и 7s развиваются неравномерно. У новорожденного подполе 7s уже сравнительно хорошо дифференцировано, в нем ясно выражены характерные цитоархитектонические признаки, тогда как подполе 7a из всех полей верхней теменной области представляет менее дифференцированную структуру. После рождения подполе 7a претерпевает напротив значительно большие изменения, чем подполе 7s. К полугоду подполе 7s резко изменяется в структуре, а в подполе 7a больших изменений не наблюдается. Формирование клеточной структуры подполя 7s заканчивается значительно раньше, чем подполя 7a. В возрасте 1 года подполе 7s хорошо дифференцировано, тогда как подполе 7a сходной степени развития достигает только ко второму году жизни.

Величина поверхности коры постцентральной области мозга взрослого в среднем составляет 5,4% величины поверхности всего полушария коры большого мозга. В онтогенезе это отношение почти не изменяется: у плода 6 лунных месяцев — 4,9%, у новорожденного — 4,8% и у взрослого — 5,4%.

Величина поверхности коры верхней теменной области взрослого составляет в среднем 8,4% поверхности полушария. Отношение величины поверхности верхней теменной области к поверхности полушария в пренатальном периоде несколько возрастает (от 6,4% — у плода 6 лунных месяцев, до 8,5% — у новорожденного), в постнатальном периоде оно почти не изменяется.

Процентное отношение величины поверхности отдельных полей постцентральной и верхней теменной областей к величине поверхности полушария как в пренатальном периоде, так и в периоде после рождения до 7 лет изменяется также незначительно. Так, отношение величины поверхности поля 5 к величине поверхности полушария в онтогенезе возрастает, составляя у новорожденного 0,9%, а в 7 лет — 1,2%; для поля 7 этот процент повышается несколько больше — от 3% до 4,5%, тогда как для подполя 7a остается почти без изменения (с 2,9% у новорожденного до 2,5% — в 7 лет), а для подполя 7s он снижается с 1,7% у новорожденного до 0,6% — в 7 лет. Как указывалось, поле 5 развивается несколько раньше, чем поле 7, а из теменно-затылочных подполей подполе 7s раньше, чем подполе 7a.

Процентное отношение размера поверхности поля 5 к поверхности всей верхней теменной области в процессе онтогенеза снижается, а для поля 7 этот процент, наоборот, повышается от 36 до 49,8%. Это согласуется с данными по развитию структуры этих полей — поле 5, филогенетически более старое, чем поле 7, развивается по времени несколько раньше, чем поле 7. Поле 7 больше связано с чувствительностью руки — органом труда.

Процентное отношение величины поверхности подполя 7a к величине поверхности верхней теменной области остается неизменным в процессе всего развития. Структура этого подполя дифференцируется в более поздние сроки, в сравнении с другими полями этой области. Процентное отношение величины поверхности подполя 7s к поверхности верхней теменной области в периоде после рождения снижается, что согласуется, по нашим данным, с более ускоренной и ранней дифференцировкой структуры этого подполя.

Зрительный бугор

Зрительный бугор является сложным образованием, осуществляющим анализ и синтез многообразных чувствительных раздражений и их рефлекторное переключение на кору головного мозга. Его связи как с нижележащими отделами центральной нервной системы, так и с корой, многочисленны.

Литература по развитию зрительного бугра в онтогенезе человека довольно ограничена (Хохштеттер — Hochstetter, 1919; Куленбек — Kühlenbeck, 1930; А. Д. Зурабашвили, 1934; М. М. Курепина, 1938, 1940, 1944; Декабан — Decaban, 1954). Работ по развитию зрительного бугра в сопоставлении с развитием ядер коркового конца кожного анализатора мозга человека нам найти в литературе не удалось.

Развитие как отдельных ядер зрительного бугра, так и их частей происходит в разное время. Закладка зрительного бугра у человека является к 2-месячному периоду внутриутробной жизни, на 3-м лунном месяце возникает отделение таламуса от эпиталамуса и субталамуса (рис. 83, I и II), на 4—5-м лунном месяце намечаются светлые прослойки — *laminae medullares* между отдельными основными ядрами таламуса (рис. 83, III). Дифференцировка клеток к этому времени еще очень слаба.

В 6 лунных месяцев внутриутробной жизни (рис. 83, IV), т. е. к моменту разделения коркового конца кожного анализатора на слои, в латеральном ядре зрительного бугра появляется характерное расположение клеток, радиальная их направленность, между группами клеток, расположенными колонками, лежащими в косом направлении, потоки, расположенные прослойками, соответствующие в основном расположению волокон, хотя последние в этом возрасте еще не окрашиваются на миелиновых препаратах. В этом же возрасте отмечается заметная дифференцировка в вентральной и дорсальной частях латерального ядра, а также в соответствующих им клетках ретикулярной зоны зрительного бугра. Если в дорсальном отделе латерального ядра клетки менее разбиты, чем в вентральном, то и клетки в вентральной части ретикулярной

зоны несколько крупнее и более развиты в этом возрасте по сравнению с клетками ретикулярной зоны в ее дорсальном отделе.

В 7—8—9 лунных месяцев развитие ядер зрительного бугра продолжается, наблюдается их рост, клетки увеличиваются в размерах, в них отмечается преобладание протоплазмы по отношению к ядру, накопление вещества Ниссля. они располагаются менее плотно. На границе латерального ядра с другими выявляются участки смешанной структуры.

К рождению наблюдается относительно большее развитие медиальной группы ядер зрительного бугра, в периоде после рождения — латерального ядра, филогенетически более нового, и так называемых зон сцепления (между медиальным, переднедорсальным и латеральным ядрами). У новорожденного обнаруживается целый ряд цитоархитектонических признаков как в коре, так и в зрительном бугре (рис. 84, V). У ребенка 1 года рост и разрежение клеток и миелинизация волокон продолжают (рис. 84, VI), при этом рост клеток латерального ядра, особенно крупных, происходит почти одновременно с увеличением размера клеток коры, что особенно заметно к 4 годам.

Изучение зрительного бугра в онтогенезе человека позволяет, по нашему мнению, подойти к классификации ядер. Основными ядрами зрительного бугра следует, видимо, считать структуры, ограниченные на ранних стадиях онтогенеза медуллярными пластинками. В дальнейшем происходит дифференцировка и развитие этих ядер, их разделение на вентральные и дорсальные отделы, а в некоторых ядрах на медиальные и латеральные или на передние и задние. Цитоархитектонически эти отделы несколько отличаются друг от друга, но это не новые ядра, а результат дальнейшего развития строения основных ядер, имеющих единое происхождение.

Латеральное ядро в дальнейшем разделяется на переднюю, заднюю, дорсальную (*d*), вентральную (*v*), медиальную и латеральную части. Наши исследования проводящих путей (методом тонкой препаровки) латерального ядра показывают, что оно имеет связи почти со всеми областями коры, — с лобной, прецентральной, постцентральной, верхней теменной, а задние отделы его (подушка) связаны с переходными теменно-затылочными формациями 7 α и 7 β и затылочной областью. К основным ядрам относятся также медиальное ядро, *n. medialis* (*nm*), переднее дорсальное ядро, *n. antero dorsalis*, полулунное ядро, *n. semilunaris* (*ns*), медианное, *centrum medianum* (*cm*), парафасцикулярное, *n. parafascicularis* (*n pf*), расположенное медиально от последнего. По ходу наружной медуллярной пластинки выделяется ретикулярная зона зрительного бугра, переходящая в субталамус, а по ходу внутренней медуллярной пластинки — так называемые интраламинарные ядра. У средней линии отмечаются густо или более редко расположенные группы клеток средней линии. Во всех ядрах отмечается гнездное расположение крупных или мелких клеток, более или менее густо расположенных. Дифференцировка клеточных групп в каждом ядре происходит неодновременно. Развитие отдельных ядер, отделов и клеточных групп происходит разными темпами; пограничные отделы между ядрами, зоны сцепления — дифференцируются в более поздние сроки. Рост зри-

тельного бугра в объеме и разрежение клеток в его ядрах наблюдается после рождения (рис. 84, VI; 84, VII и 84, VIII), главным образом за счет развития клеток с отростками и волокон.

До настоящего времени считается, что к кожному анализатору относятся преимущественно латеральное и полулунное ядра.

Нежные и клиновидные ядра продолговатого мозга

Нежные и клиновидные ядра продолговатого мозга, имеющие частичное отношение к кожному анализатору, являются местом переключения импульсов отдельных видов поверхностной чувствительности от межпозвоночных узлов через задние столбы спинного мозга к зрительному бугру (через внутреннюю петлю) и к мозжечку (через волокна в составе веревчатых тел от наружного клиновидного пучка). Но большее значение они имеют для двигательного анализатора, являясь местом переключения проприоцептивных импульсов. Как клиновидное, так и нежное ядро состоит, по нашим данным, из двух отделов. Основное внутреннее клиновидное ядро состоит из клеток малой и средней величины, расположенных довольно компактными небольшими группами, а наружное — из клеток значительно больших размеров. В наружном отделе нежного ядра клетки в общем несколько крупнее, чем во внутреннем, располагаются широкими полосами, идущими в косом направлении, во внутреннем же отделе они распределяются группами.

У плода 4 лунных месяцев (рис. 86, а) выделяются нежные и клиновидные ядра, однако их клетки в этом возрасте еще не дифференцируются, они мелкие, с относительно большим и светлым ядром и узким ободком протоплазмы.

В мозгу плода 5 лунных месяцев как нежное, так и клиновидное ядра ясно подразделяются на два отдела. В наружном клиновидном ядре уже в это время клетки несколько крупнее, чем во внутреннем. В 6 лунных месяцев дифференцировка клеток становится более четкой (рис. 86, б), на фоне малых круглых клеток, представляющих собой почти одни ядра с ядрышками, отдельные клетки принимают овальную форму, в них изменяется соотношение ядра и протоплазмы в сторону увеличения последней. В периоде до рождения после 6 лунных месяцев (рис. 86, в) отмечается менее плотное расположение клеток, особенно в нежных ядрах. У новорожденного (рис. 86, г) вследствие еще более редкого расположения клеток нежное и клиновидное ядра становятся менее ограниченными, хотя они и здесь не теряют характерного очертания. У 5-месячного ребенка (рис. 86, д) по сравнению с новорожденным выявляется увеличение размеров ядер, более ясное отграничение их внутренних и наружных отделов, продолжает уменьшаться плотность расположения клеток. Но еще и в этом возрасте в наружном и внутреннем отделах нежного ядра величина клеток не достигает того характерного для мозга взрослого соотношения, которое устанавливается только к году жизни.

У годовалого ребенка (рис. 86, г) клеточные элементы в наружном отделе нежного ядра в общем становятся более крупными, чем во внутреннем. К этому времени нежные ядра увеличиваются и

дифференцируются особенно заметно. Следует помнить, что эти ядра соответствуют иннервации нижних конечностей и что ребенок в этом возрасте начинает ходить. К 2 годам (рис. 84, а) особенно выступает разрежение клеток в наружных отделах нежного и клиновидного ядер; к 6-летнему возрасту (рис. 87, б) формирование нежного и клиновидного ядер в основном почти завершается.

Параллельно с развитием этих ядер к 4—6 годам жизни ребенка выявляется основное формирование нервного аппарата скелетных мышц (В. И. Пузик, 1952, 1954 и др.). Однако и в последующие годы жизни человека до взрослого состояния в этих ядрах (рис. 87, в) происходит некоторый рост клеток, еще большее их разрежение в связи с дальнейшим развитием волокон и межуточной ткани. Развитие клеточной структуры ядер после 6-летнего возраста можно сопоставить также с более поздним развитием терминальных разветвлений нервного аппарата мышц и ростом мышечных волокон (В. И. Пузик, 1952, 1954; В. А. Латышев, 1960).

Неодновременно происходит и развитие миелиновых волокон этих ядер. Они обнаруживаются впервые у человека в возрасте 7—8 лунных месяцев, когда более заметно на препаратах окрашиваются и внутренние дугообразные волокна, но даже и у новорожденного эти волокна выявляются все еще в небольшом количестве. К 6 годам в обоих ядрах миелиновые волокна выявляются в значительном количестве, но и после 6-летнего возраста процесс миелинизации в нежных и клиновидных ядрах продолжается.

Сопоставляя наши данные по развитию нежного и клиновидного ядер продолговатого мозга с ранее полученными данными по развитию у человека некоторых ядер зрительного бугра и полей коры большого мозга, следует указать, что клеточные элементы ядер продолговатого мозга начинают дифференцироваться несколько раньше клеток ядер зрительного бугра и клеток коркового конца кожного анализатора, но вместе с тем в их развитии имеются определенные соотношения. Более раннее начало дифференцировки клеток этих ядер согласуется с выявленным более ранним началом дифференцировки клеток коры (слой V) в поле 4 (Л. А. Кукуев, 1961).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кожный анализатор человека сложен как по своей функции, так и строению. Различные борозды мозга человека закладываются и развиваются в разное время. У новорожденного выявляется разная степень развития отдельных борозд.

Развитие борозд и извилин происходит в течение всего периода онтогенеза, но преимущественно от 5—6 лунных месяцев до 1—2 лет жизни ребенка. С развитием борозд связано увеличение отношения поверхности поля, области, расположенной в бороздах к величине поверхности соответствующего же поля или области. В отдельных полях мозга взрослого человека это отношение составляет 70—95%, а у плода человека в 6 лунных месяцев это отношение составляет всего лишь 5—20%, у новорожденного — приблизительно до 50—60%.

Цитоархитектоническое развитие коры несколько предшествует появлению борозд. Развитие постцентральной и верхней теменной областей мозга человека в пренатальном периоде можно разделить на 3 этапа: общий для развития всей коры этап закладки корковой пластинки до 5½ лунных месяцев; этап предварительного деления коры на комплексы слоев верхний (слои II, III¹ и ²), средний (III³, IV и V¹) и нижний (V² и VI+VII), выявляющиеся до 7 лунных месяцев. Только после этого в коре можно выделить 6 основных слоев, которые в дальнейшем все более дифференцируются по своему клеточному составу и расширяются. Слои III и V генетически неоднородны. Комплексы слоев, имеющие общую закладку, по всей вероятности более взаимосвязаны при осуществлении той или иной функции.

Цитоархитектоническая дифференцировка в пределах одного и того же поля неравномерна, она распространяется от его центра к периферии. В 6 лунных месяцев выделяются все поля в постцентральной и верхней теменной областях, а теменно-затылочные подполя 7s и 7a можно разграничить только с 7 лунных месяцев. С этого времени между полями выявляются переходные участки смешанной структуры соседних полей — зоны сцепления, которые с возрастом расширяются. В то же время границы становятся более ясными, так как с развитием коры в полях возникает еще больше характерных цитоархитектонических признаков.

С возрастом происходит расширение коры и отдельных слоев. Отмечается более раннее созревание нижних слоев V и VI+VII по сравнению со слоем III.

Темпы и время развития отдельных полей различны. Структура полей 3 и 5 у новорожденного более дифференцирована, чем структура полей 2 и 7.

Наши данные как и данные многих других авторов показывают, что мозг новорожденного существенно отличается от мозга взрослого человека по степени развития структур коры и других образований.

Наши данные опровергают данные Пейпера (Peiper, 1962) о зрелости мозгового ствола доношенного ребенка и показывают, что подкорковые образования и ствол развиваются и после рождения.

В основном кора приобретает характерные цитоархитектонические признаки, свойственные структуре взрослого человека в постцентральной области к 1—2 годам, а в верхней теменной к 2—4 годам, однако увеличение размеров клеток, расширение коры и увеличение поверхности полей продолжается в основном до 7-летнего возраста. Отношение величины поверхности постцентральной области к величине поверхности всего полушария почти не изменяется. Оно мало изменяется и в верхней теменной области. В других областях коры, филогенетически старых, это отношение в процессе онтогенеза снижается, в филогенетически новых — повышается.

Миелинизация волокон коры изучаемых полей и ядер зрительного бугра наступает в более позднее время, чем их цитоархитектоника, причем в каждом поле выявляются волокна различного калибра и различного направления (В. М. Минаева, 1961). В поле 1 преобладают радиально расположенные волокна, в поле 3 — поперечные. В мозгу

новорожденного в полях 3 и 1 миелиновые волокна почти не выявляются, в 5½ месяцев они обнаруживаются только вблизи слоя VI+VII. У ребенка 1—2 лет миелиновые волокна выявляются в слоях V и VI+VII, в 4 года они видны и в верхних слоях коры.

В латеральном ядре зрительного бугра у взрослого отмечаются волокна разного калибра, причем более толстые волокна имеют радиальную направленность. В мозгу новорожденного еще не выявляется окрашенных на миелин волокон, хотя направление их хода определяется уже к 6 лунным месяцам. В 5½ месяцев жизни окрашенные волокна обнаруживаются только в вентральной части латерального ядра, тогда как в дорсальной они не выявляются, но уже в этом возрасте хорошо выражены волокна полулунного ядра и медиальной петли.

К 1-му году жизни выявляются почти все волокна латерального ядра зрительного бугра, остается неокрашенным лишь незначительный участок его самого дорсального отдела. В этом возрасте особенно толстые волокна образуют довольно компактные пучки, которые в дальнейшем становятся более рассеянными. Только к 2 годам волокна латерального ядра зрительного бугра выявляются как в вентральных, так и в дорсальных его отделах. В латеральном ядре в мозгу взрослого отмечается более диффузное расположение волокон, чем у 7-летнего ребенка.

В раннем периоде эмбриогенеза (2—3 лунных месяца) корковая пластинка новой коры развивается как единая целостная структура. Зрительный бугор в этом периоде также представляет собой морфологически недифференцированное образование межуточного мозга, отграниченного от эпиталамуса и субталамуса верхней и средней диэнцефальными бороздками.

В периферическом звене кожного анализатора выявляются к этому сроку относительно мощные нервные пучки, не вступающие в соединения между собою; отдельные нервные волокна свободно и просто заканчиваются в соединительной ткани и коже среди клеток эпидермиса.

В 3—4, 5 лунных месяцев в корковой пластинке наблюдается дифференцировка на поверхностный и глубокий слои; в зрительном бугре намечается разделение на ядра. В коже в это время увеличивается число нервных пучков и образуются связи между ними. Закладываются мейснеровы и фатер-пачиниевы тельца.

В 6 лунных месяцев корковая пластинка кожного анализатора, в силу дифференцировки клеток, делится на первичные комплексы слоев, а поверхность коры на поля. В зрительном бугре отмечается образование основных ядер: медиального, латерального, передне-дорсального, полулунного, ниже-вентрального, центрально-медианного, парафасцикулярного, отграниченных между собой внутренними медуллярными пластинками. Выявляются также интраламинарные ядра и ретикулярная зона, продолжающаяся в субталамус. Внутри отдельных ядер зрительного бугра и в его ретикулярной зоне происходит дифференцировка клеточных элементов. Она наиболее выражена в полулунном ядре, в вентральных отделах латерального ядра и в вентральной части ретикулярной зоны. В периферическом звене анализатора к 6 лунным

месяцам наступают определенные этапы дифференцировки рецепторных структур, происходит специализация ряда рецепторов.

Таким образом, к 6 лунным месяцам определяются структурные особенности коры, отдельных ядер зрительного бугра, его ретикулярной зоны и рецепторов кожи, причем по времени развития периферические отделы несколько опережают другие звенья анализатора.

На протяжении 7 и 8 лунных месяцев происходит все большая дифференцировка слоев коры. В ядрах зрительного бугра наступает разрежение клеток, границы между основными ядрами становятся менее резкими, как в коре, так и в зрительном бугре выявляются зоны сцепления. В периферическом анализаторе появляется новый тип полиаксонных фатер-пачиниевых телец, которые подробно описываются А. А. Отелиным (1961).

У новорожденного в структуре кожного анализатора обнаруживается ряд цитоархитектонических признаков, характеризующих как области в целом, так и их отдельные поля. Отмечается разная степень в развитии полей. В этом же возрасте выявляется разная степень дифференцировки ядер и клеточных внутриядерных групп зрительного бугра, причем наиболее дифференцированной частью оказывается полулунное ядро и вентральная часть латерального ядра, где уже миелинизируются наиболее тонкие волокна, чего в дорсальной части латерального ядра еще не отмечается.

В периферическом отделе анализатора заметно увеличение числа пачиниевых телец, особенно в области губ. В коже пальцев возрастает число полиаксонных рецепторов.

В постнатальном онтогенезе происходит дальнейшее развитие всех звеньев анализатора. В зрительном бугре к возрасту 1 и 2 лет клетки еще более разрежаются, он растет в объеме, происходит дифференцировка клеток, которые увеличиваются в размере.

На протяжении первых 4 лет, по данным А. А. Отелина, в подушечках ногтевых фаланг всех пальцев руки, основных фаланг II и III пальцев число пачиниевых телец сильно возрастает, и они принимают послойное расположение. У 7-летнего ребенка в развитии всех звеньев кожного анализатора устанавливается также определенная взаимосвязь.

Интересен тот факт, что в пренатальном периоде развития человека в коре мозга происходят большие изменения в дифференцировке цитоархитектонической структуры, определенных слоев, клеток, в то время как ширина коры изменяется (с 6 лунных месяцев до рождения ребенка) незначительно — в 1,2—1,3 раза, а в периоде после рождения — в 2—2,5 раза. Разрежение клеток в ядрах зрительного бугра наблюдается особенно после рождения, главным образом за счет развития отростков клеток, волокон.

Ретикулярная зона зрительного бугра по структуре не представляется единым образованием, дифференцировка ее клеток происходит неодинаково. Ретикулярные клетки, расположенные на уровне вентральных отделов бугра, соответственно нижней части латерального ядра, развиваются быстрее, чем клетки ретикулярной зоны, соответствующей его дорсальным отделам. До сих пор считалось, что нежное

ядро едино, а клиновидное состоит из внутреннего и наружного или добавочного ядер. По нашим данным, и нежное ядро состоит из двух клеточных групп — внутренней и наружной, имеющих особую закладку и развитие. Эти ядерные группы развиваются неодновременно.

У плода 4 лунных месяцев выявляются как нежное, так и клиновидное ядра. Дифференцировка клеток в этих ядрах обнаруживается только к 6 лунным месяцам. К этому же сроку относятся и дифференцировка клеток в ядрах зрительного бугра и в коре, а также разделение корковой пластинки на слои.

Особенно интенсивное развитие нежного и клиновидного ядер происходит после рождения, что, по-видимому, связано с развитием двигательной и чувствительной функции у детей. В основном они формируются к 4—6 годам. Как уже указывалось, к этому же возрасту выявляется основное формирование нервного аппарата скелетных мышц. В последующем в этих ядрах происходит некоторый рост клеток, особенно их разрежение, что можно сопоставить с развитием и ростом терминальных разветвлений нервного аппарата мышц и развитием кинестетической чувствительности особенно в школьном возрасте.

Неравномерное и неодновременное развитие отдельных клеточных групп внутри нежного и клиновидного ядер, по-видимому, соответствует неодновременному развитию нервно-мышечного прибора функционально различных мышц (Л. К. Семенова, 1954).

Сравнивая развитие коркового конца кожного анализатора в целом с развитием других анализаторов, следует указать, что этот анализатор развивается позднее некоторой части анализатора внутренних органов (лимбической области, Н. И. Цинда, 1959) и двигательного (Л. А. Кукуев, 1955). По срокам своего развития приближается к зрительному анализатору (Н. С. Преображенская, 1948, 1959) и развивается значительно раньше, чем филогенетически более новые области, — височная (Т. М. Мохова, В. А. Абовян, А. С. Арутюнова, Ф. А. Бразовская, 1959), нижняя теменная (И. А. Станкевич, 1961) и лобная (Е. П. Кононова, 1961).

В сравнительно-анатомическом ряду, в связи с усложнением форм приспособления организма к окружающей среде, происходит усложнение всех функций, в том числе и функций кожного анализатора, его взаимосвязей с другими анализаторами.

Из сопоставления данных, полученных при изучении постцентральной и верхней теменной областей в сравнительно-анатомическом ряду (О. М. Бабак, 1959), с данными, полученными по изучению онтогенеза этих областей у человека, обнаруживается, что эти взаимоотношения сложны.

Биогенетический закон рекапитуляции признаков, хотя и имеет место, однако появление и развитие в коре мозга новых признаков (смешанных структур, подполей и полей) происходит в более сложных взаимоотношениях.

В коре в связи с усложнением функций у человека с появлением второй сигнальной системы, социально обусловленной, наряду с дифференцировкой коры происходит увеличение поверхности за счет развивающихся участков коры, ее полей.

Развитие коры
равномерно, в цент
границам. На гран
новой коры обнару
ную структуру сосе
смешанной структу
ракти выявляют
новой структуры. О
выми являются тем
некоторой степени
шанной между поля
и к полям 1 и 2.
Цитоархитектон
7s наиболее вариаб
менной областей. Н
стве зрительной л
идут не только к зат
ней теменной обла
7a и 7s не следует
лизатора, они, очев
анализаторов, к их

Развитие коры по поверхности, как указывалось, происходит неравномерно; ■ центральной части оно начинается раньше, чем к его границам. На границах между полями, как известно, во всех полях новой коры обнаруживаются «переходные участки», имеющие смешанную структуру соседних полей, а в некоторых переходные «участки смешанной структуры», в которых помимо признаков переходного характера выявляются и своеобразные цитоархитектонические признаки новой структуры, отличающие этот участок от соседних полей. Таковыми являются теменно-затылочные подполя 7a и 7s, подполе 3/4 и до некоторой степени поле 43, структура которого является сложной, смешанной между полями 40 и 6 (6ор), переходной к инсулярной области и к полям 1 и 2.

Цитоархитектоника поля 43 и теменно-затылочных подполей 7a и 7s наиболее вариабильна из всех полей постцентральной и верхней теменной областей. Наши данные по изучению связей показали, что в составе зрительной лучистости волокна от подушки зрительного бугра идут не только к затылочной и нижней теменной областям, но и к верхней теменной области, подполям 7a и 7s. Поэтому поле 43 и подполя 7a и 7s не следует рассматривать только в составе ядра кожного анализатора, они, очевидно, имеют отношение к деятельности нескольких анализаторов, к их взаимодействию.

Глава VIII

ПРЕЦЕНТРАЛЬНАЯ ОБЛАСТЬ. СТРИОПАЛЛИДУМ, КРАСНОЕ ЯДРО, ЧЕРНАЯ СУБСТАНЦИЯ, ЛЮНСОВО ТЕЛО. ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Двигательный (или кинэстетический) анализатор начинается чувствительными окончаниями в мышцах и сухожилиях. Отсюда по афферентным волокнам периферических нервов и задних спинальных корешков раздражение поступает в спинной мозг, где, не прерываясь в сегментарном аппарате, поднимается по волокнам нежного и клиновидного пучков (пучки Голля и Бурдаха) в составе заднего столба той же стороны до одноименных ядер. От клеток ядер нежного и клиновидного пучков волокна, представляющие собой аксоны второго нейрона, образуя медиальную петлю и перекрещиваясь, достигают вентролатеральной группы ядер зрительного бугра противоположной стороны. Здесь возникают афферентные волокна третьего нейрона. Они через внутреннюю сумку идут в кору мозга и, в частности, к основным полям ядра двигательного анализатора в прецентральной области (поля 4 и 6), куда афферентные импульсы поступают как прямым путем, так и через другие области коры мозга (в основном постцентральную и теменную) посредством транскортикальной передачи. От гигантских пирамидных клеток Беца в слое V поля 4, но также в той или иной мере от пирамидных клеток поля 6, полей постцентальной, теменной и других областей коры мозга (Левин и Бредфорд — Levin u. Bradford, 1938; Меттлер — Mettler, 1944; Лассек и Эванс — Lassek, Evans, 1945; Л. А. Кукуев, 1955; С. А. Бабаян, 1957, и др.) идут эфферентные волокна, входящие в состав пирамидного тракта. Комиссуральные волокна, проходящие в основном в мозолистом теле, соединяют кору двигательного анализатора двух полушарий. Многочисленными ассоциативными путями цитоархитектонические поля различных областей мозга, особенно постцентальной области, соединяются с полями 4 и 6 прецентральной области.

Воспринимающие окончания нервов в мышцах и сухожилиях обнаруживаются у плодов человека в возрасте 5—6 лунных месяцев (О. М. Бабак, 1961, А. А. Отелин, 1961, и др.). Эти чувствительные окончания в процессе развития значительно усложняются. Их структура у новорожденного приближается по виду к структуре этих обра-

зований у вз-
взрослого про-
тогенезу дви-
(1881). По И-
месяцев внут-
ной борозды
мистые треуг-
чине с прочи-
выделить ци-
мечание И. Н.
новение слоя
зародышевой
эмбриональн-

Г. И. По-
рамидное пол-
тает, что закл-
ному типу. О-
только к пол-
чальном пери-
лярности с яс-
основания в
доказательств-
анализатора.

К двигат-
мидная, но и
вом уровне
закладок у т-
люнсово тело
тое ядро, скор-
робной жизни
1946; Купер-
1949; Л. М. Ф-
этих образов-
В послед-
двигательного
дами (Л. М.
штейн, 1958.

Централ-
цами внутри
жизни она у-
простотой ст-
Внутреннее
конец оканчи-
роландовой
по своему ре-
лена, распо-

Под. ред. С.

зований у взрослого. Однако и в постнатальном периоде вплоть до взрослого продолжается их рост и усложнение. Первые сведения по онтогенезу двигательной зоны коры мозга были получены В. А. Бецем (1881). По И. Н. Филимонову (1929), у человеческого плода 6 лунных месяцев внутриутробной жизни еще до появления закладки центральной борозды в соответствующем участке коры в слое V имеются призматические треугольные клетки, резко контрастирующие по форме и величине с прочими недифференцированными клетками, по которым можно выделить цитоархитектоническое поле 4. Очень важным является замечание И. Н. Филимонова (1929) о том, что «хорошо известное исчезновение слоя IV в этом поле, которое ясно отмечается уже к концу зародышевой жизни, реализуется в полной мере только в процессе постэмбрионального развития».

Г. И. Поляков (1936), выделяя впервые агранулярное гигантопирамидное поле к возрасту 16—24 недели внутриутробной жизни, считает, что закладки полей 4 и 6 в онтогенезе развиваются по агранулярному типу. Однако это может быть отнесено с известным основанием только к полю 6, тогда как поле 4 в пренатальном онтогенезе и в начальном периоде постнатального обязательно проходит стадию гранулярности с ясно выраженным слоем IV. Это обстоятельство имеет свои основания в филогенетической эволюции мозга и является одним из доказательств рецепторной или афферентной природы двигательного анализатора.

К двигательному анализатору имеет отношение не только пирамидная, но и экстрапирамидная система, разделение которых на корковом уровне невозможно. Появление и обособление морфологических закладок у таких образований, как красное ядро, черная субстанция, люисово тело, наружный и внутренний членики бледного шара, хвостатое ядро, скорлупа, осуществляется в сроки от 8 до 12 недель внутриутробной жизни (Монаков, 1914; Кодама — Kodama, 1929; Райк — Rioch, 1946; Купер — Cooper, 1946; Г. Я. Либерзон, 1937; Э. Ш. Хидроглуян, 1949; Л. М. Флигельман, 1949, и др.). Однако дифференцировка клеток этих образований осуществляется позднее.

В последнее время ряд существенных деталей выяснен в структуре двигательного анализатора и в его онтогенезе гистохимическими методами (Л. М. Амченкова, 1958; М. Абдуллаходжаева, 1959; Л. М. Герштейн, 1958, и др.).

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

Центральная борозда закладывается между 5½ и 6 лунными месяцами внутриутробной жизни. В 7½ лунных месяцев внутриутробной жизни она уже отчетливо выражена, но характеризуется относительной простотой строения и не имеет типичных для нее изгибов (или колен). Внутреннее строение борозды относительно несложное. Верхний ее конец оканчивается на наружной поверхности полушария, нижний — на роландовой покрышке. К моменту рождения центральная борозда по своему рельефу сходна с бороздой взрослого, имея 3 основные колена, расположенные друг к другу под довольно большим углом,

приближающимся к прямому, верхний отрезок борозды переходит (хотя и не всегда) на внутреннюю поверхность. У новорожденного хорошо ограничена соответствующими бороздами парацентральная доля. Имеются и собственные борозды парацентральной доли. Отчетливо выражены также все отрезки прецентральной борозды. После рождения происходит дальнейший рост и усложнение всех борозд и извилин.

ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА

Кора прецентральной области

Поле 4 впервые в онтогенезе удается выделить и более или менее отчетливо отграничить от других соседних с ним полей в возрасте около $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев (рис. 88, а), когда центральной борозды еще нет. Определить поле 4 в этом возрасте удастся только на основании цитоархитектонической картины. Отчетливым цитоархитектоническим признаком для выделения поля 4 являются крупные, еще не вполне пирамидные, а скорее грушевидные клетки слоя V, более чем в полтора раза (1,6) превосходящие по размерам остальные клетки. Это будущие гигантские пирамидные клетки Беца.

Книзу, к границе с полем 43, в оперкулярном отделе коры поля 4 становится несколько уже (до 1,1 мм). Слой I состоит из редко расположенных мелких круглых и овальных ганглиозных клеток. У наружного края слоя встречается довольно много клеток Кахала — Ретциуса. Слой II состоит из очень густо расположенных круглых и овальных клеток и составляет сплошную темную полосу. Слой III представляет собой довольно широкую полосу просветления, состоящую преимущественно из овальных, слегка вытянутых по направлению к поверхности, ганглиозных клеток. Встречаются также и круглые клетки. Слой IV образуется более компактным скоплением сходных овальных и круглых клеток. Слой V образует вторую полосу просветления в связи с более редким расположением клеток. В средней части слоя относительно густо располагаются крупные овальные и грушевидные клетки (будущие клетки Беца). Слои VI и VII не разделяются и состоят из круглых и овальных клеток, довольно густо расположенных.

По направлению книзу к оперкулярному отделу наряду с сужением поперечника коры размеры клеток несколько уменьшаются и увеличивается их густота. Основные цитоархитектонические признаки поля 4 сохраняются. Особенно четко выражены признаки поля 4, отличающие его от поля 6 (клетки Беца и зернистый IV слой) в возрасте около 6 лунных месяцев (рис. 88, б).

В $7\frac{1}{2}$ лунных месяцев (рис. 88, в) поле 4 уже значительно продвинулось вперед в своем развитии. Клетки располагаются менее густо. Ширина коры достигает 1,7 мм. Среди мелких клеток слоя I встречаются единичные крупные клетки Кахала — Ретциуса. Слой II все же еще очень густ, состоит преимущественно из мелких круглых и овальных клеток, без резкой границы переходит в слой III. Слой III состоит из более крупных клеток, чем слой II, большей частью грушевидной, овальной, близкой к пирамидной формы. Клетки значительно реже

расположены, чем в слое II. Слой IV выражен отчетливо, состоит из круглых и овальных клеток небольших размеров. Слой V из овальных и близких к пирамидной форме клеток, среди которых имеются и зернистые. В средней части слоя V располагаются крупные овальные и грушевидные клетки (будущие гигантские пирамидные клетки Беца), которые уже вполне отчетливо выделяются своими размерами из остальной массы клеток слоя V. Слои VI и VII состоят из круглых овальных и некоторого количества неправильной треугольной формы клеток. Переход в белое вещество постепенный.

У новорожденного (рис. 88, г) ширина коры 2,1 мм. Слой I содержит отдельные клетки или группы клеток. Слой II значительно менее компактный, — чем в более ранних возрастах, состоит из мелких зернистых, овальных и близких к пирамидной форме клеток. Без резкой границы переходит в слой III. Слой III делится на 3 подслоя с наиболее крупными клетками в подслое III², имеющими в большинстве своем уже типичную пирамидную форму. Слой IV все еще можно выделить как самостоятельный слой, хотя мелкие круглые клетки, его составляющие, менее густо расположены, чем во внутриутробном периоде. В слое V значительная часть гигантских пирамидных клеток приближается к типичным пирамидным, однако некоторые из них еще сохраняют грушевидную форму. Слои VI и VII состоят из овальных и треугольных клеток с постепенным переходом в белое вещество.

Различия в цитоархитектонике верхних отделов поля 4 и оперкулярных у новорожденного настолько отчетливы, что уже можно выделить подполя (подполе 4а, 4b и 4с по Фогту).

У недоношенного ребенка, прожившего 3 недели, но еще не достигшего нормального срока рождения доношенного ребенка (40 недель), ширина коры поля 4 соответственно возрасту меньше, чем у новорожденного, родившегося в срок, клетки по величине также несколько меньше. Однако степень зрелости клеток, особенно пирамидных, степень их пирамидизации заметно далее продвинулась вперед, чем у новорожденного, родившегося в срок. Подобный же факт был отмечен Л. М. Боровским (1937) в отношении клеток Пуркинье в коре мозжечка, а в отношении клеток коры мозга Е. Н. Космарской (1958).

В возрасте 1 года (рис. 89, а) ширина коры достигает 2,6 мм. В основном поле 4 приобретает уже все признаки, характерные для поля 4 взрослого: агранулярность и наличие гигантских пирамидных клеток. Слой IV уже не может быть выделен как самостоятельный, однако в нижних отделах слоя III и в верхних отделах слоя V встречаются значительные количества рассеянных мелких круглых клеток. Пирамидизация клеток III и V слоев почти завершена, но клетки меньше по размерам и гуще расположены, чем у взрослого.

В дорсальном отделе поля 4 гигантские пирамидные клетки слоя V располагаются гнездами по 2—4 клетки. К 4 годам клетки слоев III и V полностью пирамидизированы (рис. 89б).

В возрасте 7 лет поле 4 представляется уже вполне зрелым (рис. 89, в). Ширина коры составляет 3,2 мм (почти как у взрослого).

Наименьшей степенью зрелости, наименьшей шириной коры и наименьшими размерами гигантских пирамидных клеток Беца отличается оперкулярный отдел поля 4.

Отношение величины гигантских пирамидных клеток к величине остальных клеток слоя V в поле 4 составляет в $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев — 1,6, в 6 лунных месяцев — 1,7, в 8 лунных месяцев — 1,8, в 9 лунных месяцев — 1,8, у новорожденного — 1,9, в 6 месяцев после рождения — 2,2, в 1 год — 2,6, в 2 года — 2,8, в 7 лет — 3,6, у взрослого — 3,7.

Таким образом, отношение величины гигантских пирамидных клеток Беца к величине остальных клеток слоя V поля 4 в онтогенезе непрерывно увеличивается.

Подобная же закономерность наблюдается, в основном, и в сравнительно-анатомическом ряду млекопитающих.

Отношение величины клеток Беца к величине остальных клеток поля 4 равно: у кролика — 1,9, у игрунки — 2,3, у макака — 3, у шимпанзе — 3,4, у человека — 3,7.

Поле 6. В возрасте $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев поле 6 довольно отчетливо отграничивается от поля 4. Однако отграничить его от поля 8 в этом возрасте не представляется возможным, так же как и разделить его на подполя.

В возрасте $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев ширина коры — 1,3 мм. В отличие от поля 4 в слое V отсутствуют крупные (будущие гигантские пирамидные) клетки. Уже в этом возрасте выявляется один из характерных признаков поля 6 — слабо выраженное деление на горизонтальные слои.

В возрасте $7\frac{1}{2}$ лунных месяцев поле 6 характеризуется также слабым делением на горизонтальные слои, отсутствием выраженного слоя IV. Ширина коры поля 6 — 1,7 мм. Вполне отчетливой становится граница поля 6 и поля 8.

У новорожденного поле 6 можно разделить на 3 подполя: ба, бр и бор. Переднее подполе ба отличается от заднего уже вполне отчетливо. Подполе ба характеризуется хорошо выраженной радиальной исчерченностью в отличие от подполя бр, где она выражена слабо. Подполе бр имеет строение, сходное со строением поля 4 и отличается от него, в основном, отсутствием гигантских пирамидных клеток Беца. От подполя ба оно отличается также и в том отношении, что большее количество его клеток имеет уже типичную пирамидную форму. Наименьшая степень пирамидизации клеток отмечается в оперкулярном подполе бор, которое отличается относительно малым размером клеток, большей густотой их расположения и несколько более узкой корой по сравнению с другими подполями поля 6. Ширина коры подполя ба равна 2,1 мм.

Слой I состоит из мелких, преимущественно круглых и овальных клеток. Слой II представляет собой довольно густое скопление не вполне зрелых, преимущественно круглых и овальных мелких клеток. Слой III широк. Клетки круглые, овальные или грушевидные. Разделение на подслои III еще не ясное, хотя величина клеток в нижнем его отделе заметно возрастает. Слой V состоит из овальных и грушевидных клеток, среди которых уже довольно много типичных пирамидных. Клетки рас-

положены несколько реже, чем в других слоях. Слой VI состоит из треугольных и овальных клеток. Слой VII состоит из таких же клеток, как и слой VI, но реже расположенных. Переход в белое вещество постепенный. Степень пирамидизации клеток выражена больше в подполе бр, чем в подполе ба. Отмечается на всем протяжении поля 6 большая пирамидизация клеток в слое V, чем в слое III.

В возрасте около 4 лет поле 6 отличается от поля 6 новорожденного несколько большей шириной коры, значительно более крупными размерами клеток, большим количеством пирамидных форм. Однако клетки еще довольно густо расположены, встречаются отдельные не вполне зрелые клетки.

В возрасте 7 лет поле 6 обладает уже всеми признаками, свойственными этому полю у взрослого. Слабо выражено разделение на горизонтальные слои. Кора агранулярна, то есть наружный и внутренний зернистые слои почти полностью отсутствуют. Слой II, неясно выраженный, состоит в основном из мелких пирамидных клеток. Мелкие зернистые клетки, не образуя самостоятельного слоя между слоем III и слоем V, рассеяны среди клеток этих слоев. Радиальное расположение клеток (радиальная исчерченность) особенно выражено в нижних слоях и особенно в подполе ба (рис. 90,б), где оно распространяется почти на все слои.

В возрасте 7 лет подполе бр (рис. 90,а) имеет также вполне зрелый вид и по своему строению уже сходно с подполем бр взрослого человека.

Отношение величины поверхности поля 4 к величине поверхности всей коры составляет в 5½ лунных месяцев — 5,41%, в 8 лунных месяцев — 3,25%, у новорожденного — 2,85%, в год после рождения — 1,89%, в 7 лет после рождения — 1,80%, у взрослого — 1,74%.

Изменение отношения величины поверхности поля 6 к величине поверхности всей новой коры в онтогенезе показывает, что поле 6 имеет более быстрый темп роста, чем поле 4.

Отношение величины поверхности поля 6 к величине поверхности всей коры мозга в процессе онтогенеза не только не уменьшается, как это имеет место в поле 4, но даже несколько увеличивается. В возрасте около 6½ лунных месяцев оно составляет 5,6%, в возрасте 7½ лунных месяцев — 5,8%, в возрасте 9 лунных месяцев — 6,3%, у новорожденного — 6,8%, в возрасте 1 года — 6,9%, в возрасте 7 лет — 7,1%, у взрослого — 7,4%.

Подкорковые образования

(хвостатое ядро, скорлупа, безымянная субстанция, бледный шар, люисово тело, красное ядро, черная субстанция)

Подкорковые узлы, образуемые хвостатым ядром и скорлупой (стриатум) и двумя члениками бледного шара (паллидум), у взрослого человека располагаются целиком в пределах конечного мозга. На ранних стадиях онтогенеза у человека, а у многих млекопитающих и во взрослом состоянии внутренний членик бледного шара располагается в пределах межуточного мозга (Л. А. Кукуев, 1947).

Изучение онтогенеза подкорковых узлов дает новые факты для суждения о классификации этих образований, например, о делении подкорковых узлов на палеостриатум и неостриатум (Капперс — Kappers, 1936). В онтогенезе внутренний членик паллидума перемещается из межуточного мозга в конечный, и только он может быть отнесен к палеостриатам.

У зародыша человека около 1 лунного месяца конечный мозг находится в начальной стадии развития. В этот период есть только материнский слой клеток, базальное утолщение которого и образует ганглиозный бугор (*d*).

У плода человека $2\frac{1}{2}$ лунных месяцев ганглиозный бугор значительно более развит по сравнению с предыдущей стадией. На уровне перекреста зрительных нервов уже вполне отчетливо выражена закладка внутренней сумки, которая прерывается многочисленными клеточными тяжами, соединяющими закладки хвостатого ядра и скорлупы. По обе стороны от внутренней сумки располагаются клеточные массы хвостатого ядра и скорлупы, в медиовентральном углу переходящие в просветленную клеточную массу наружного членика бледного шара.

На 3-м лунном месяце в ганглиозном бугре можно выделить три утолщения — медиальное, латеральное и интермедиарное.

В возрасте 3 лунных месяцев кзади от перекреста зрительных нервов ганглиозный бугор закладки хвостатого ядра, скорлупы и наружного членика паллидума крупнее, чем на предыдущей стадии. В дорсомедиальной части закладки хвостатого ядра отмечается отросток, уходящий в глубь ганглиозного бугра. Такой отросток обнаруживается постоянно и на следующих стадиях развития вплоть до исчезновения ганглиозного бугра. Ганглиозный бугор достигает максимального развития между $4\frac{1}{2}$ и 5 лунными месяцами. С 5 лунных месяцев он начинает уменьшаться, а к $5\frac{1}{2}$ лунным месяцам исчезает, но некоторое время на поверхности хвостатого ядра еще остается узкая полоска интенсивно окрашивающихся клеток.

Хвостатое ядро и скорлупа на ранних стадиях развития возникают как единое клеточное образование (стриатум). В возрасте около $1\frac{1}{2}$ лунных месяцев у основания ганглиозного бугра образуется значительный участок с менее густым расположением зародышевых клеток, чем в ганглиозном бугре. Это общая закладка хвостатого ядра и скорлупы.

В возрасте около 3 лунных месяцев внутренняя сумка уже отчетливо разделяет закладку хвостатого ядра и закладку скорлупы. Клетки скорлупы расположены несколько реже и окрашиваются светлее, чем клетки хвостатого ядра. Ближе к средней линии скорлупа переходит без сколько-нибудь заметной границы в наружный членик бледного шара, имеющий более разреженное клеточное строение, но состоящий из такой же величины круглых и овальных зародышевых нервных клеток.

В возрасте $3\frac{1}{2}$ лунных месяцев хвостатое ядро относительно еще невелико. Клеточные прослойки, соединяющие хвостатое ядро и скорлупу, становятся менее мощными. Клетки хвостатого ядра и скорлупы несколько крупнее (от 4 до 10 мк), чем на предыдущей стадии: отношение величины крупных клеток к величине мелких достигает 2,1.

В возрасте $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев клеточное строение хвостатого ядра и скорлупы уже напоминает строение их у взрослого, хотя клетки расположены значительно гуще. Крупные клетки вполне отчетливо выделяются из общей массы мелких; размеры мелких клеток 4—6 мк, крупных — около 20 мк. Коэффициент отношения величин крупных клеток к величине мелких 3,4.

У новорожденного крупные клетки стриатума достигают 16—24 мк, мелкие — 6—10 мк. Коэффициент отношения размеров крупных клеток к размерам мелких около 3,6.

В возрасте одного года клеточное строение стриатума достигает высокой степени дифференцировки. Размер крупных клеток — от 20 до 48 мк, мелких — 6—8—12 мк. Коэффициент отношения величины крупных клеток к величине мелких около 3,8 (у взрослого около 4).

Объем стриатума возрастает от 3 лунных месяцев внутриутробной жизни, когда он составляет около $0,1\text{ см}^3$, до 70 см^3 у взрослого, т. е. приблизительно в 700 раз. Объем стриатума продолжает возрастать в онтогенезе вплоть до взрослого состояния, увеличиваясь главным образом после рождения. К моменту рождения стриатум достигает приблизительно только 20% своей окончательной величины.

Закладка наружного членика бледного шара слита на ранних стадиях развития с медиальной (или медио-вентральной) просветленной частью закладки скорлупы. В возрасте $2\frac{1}{2}$ лунных месяцев он выделяется как просветленный участок с несколько реже расположенными клетками, переходящими в скорлупу без резкой границы.

В этом периоде нет заметных различий в величине и характере клеток скорлупы и наружного членика бледного шара. Кзади наружный членик бледного шара резко уменьшается, почти до полного исчезновения, а над закладкой зрительного тракта появляется густая, темно окрашенная клеточная масса, представляющая собой, как показывает изучение поздних стадий, общую закладку внутреннего членика паллидума и люисова тела ($Pi+L$). Отсюда клетки мигрируют кнаружи, образуя Pi и кверху, образуя L (см. рис. 93, а). Каудальнее они еще непосредственно связаны (см. рис. 93, б). На каудальных срезах обнаруживается также связь этой клеточной массы с клеточными массами гипоталамуса, тогда как на более ростральных срезах эта связь утрачивается.

В возрасте $2\frac{1}{2}$ лунных месяцев в хорошо развитом ганглиозном бугре, как уже было сказано, вполне четко очерчено хвостатое ядро Nc и скорлупа (Put). Снаружи скорлупа ограничена наружной капсулой, вентрально без резких границ переходит в клеточные образования миндалевидного ядра (Amg), а медиально — в несколько более разреженную клеточную массу наружного членика паллидума (Pe), дорсо-медиальную часть которого имеет форму клюва с небольшой компактной, интенсивно окрашивающейся группой клеток. Эта клювовидная форма и компактная, интенсивно окрашивающаяся группа клеток, прослеживаемая на дальнейших стадиях развития, служат хорошим опознавательным признаком, позволяющим с точностью установить местонахождение наружного членика паллидума. Кнутри от линии, соединяющей дно $sulcus hemisphericus$ с дном $sulcus terminalis$, т. е. в пределах

межуточного мозга, где над зрительным трактом (*Tro*) располагается компактная клеточная масса — общая закладка люисова тела и внутреннего членика бледного шара (*Pi+L*). Наибольшая величина наружного членика паллидума отмечается на уровне перекреста зрительных нервов (рис. 91,а).

В возрасте 3 лунных месяцев (рис. 91,б) кзади от перекреста зрительных нервов видны как наружный (*Pe*), так и внутренний членик (*Pi*) бледного шара. Внутренний членик овальной формы, состоит из крупных клеток с протоплазматическими отростками, образующими своеобразную сеть; он располагается над зрительным трактом, несколько сдвинут кнаружи по направлению к наружному членику.

На 4-м лунном месяце (рис. 91,в) внутренний членик паллидума уже вплотную приблизился к наружному членику. Он имеет еще форму овала, которая не свойственна ему на более поздних стадиях развития. Клетки внутреннего членика крупнее, чем клетки наружного членика. Наружный членик паллидума наряду с относительно крупными клетками содержит большое количество мелких клеток. Клетки расположены значительно реже, чем в скорлупе, размеры их — 8—10 мк. По своей клеточной структуре он больше сходен со скорлупой, чем внутренний членик.

В возрасте около 4 лунных месяцев (рис. 91,г) клетки внутреннего членика несколько крупнее, чем наружного (до 16—18 мк), среди них преобладают полигональные и треугольные формы. Расположение обоих члеников паллидума уже напоминает их расположение у взрослого. На уровне передней комиссуры отчетливо видна разреженная клеточная масса наружного членика бледного шара.

В области ганглиозного бугра в его вентральной части имеется просветленный участок со сравнительно редко расположенными клетками. Это образование связано тонкими клеточными мостиками с закладкой наружного членика паллидума, поэтому оно названо нами добавочным наружным члеником паллидума — *Pallidum externum accessorium* (*Pea*). В ходе дальнейшего развития оно исчезает вместе с исчезновением ганглиозного бугра.

В возрасте 5 лунных месяцев наружный членик бледного шара четко ограничен от скорлупы. Только в самом верхнем отделе (дорсальном) эта граница все еще неясна. Все еще имеется дорсо-медиальный клювовидный отросток наружного членика паллидума с компактной, интенсивно окрашивающейся группой клеток.

В возрасте 7½ лунных месяцев наблюдается уже резкое различие в клеточном строении наружного членика бледного шара и скорлупы. Между наружным члеником и внутренним члеником паллидума еще имеются различия в клеточном строении, но они значительно менее выражены, чем в возрасте 5,5 лунных месяцев. Полностью же они сглаживаются только у взрослого.

В возрасте 3—3½ (рис. 92,а) лунных месяцев между клетками скорлупы и наружного членика паллидума и отчасти между этими образованиями и миндалиной в пределах конечного мозга возникают группы клеток безымянной субстанции. В более поздних возрастах при передвижении внутреннего членика по направлению к наружному безы-

мянная субстанция
образуя вместе с люисовым
мозгом.

Красное ядро и
в возрасте 1½—2 лунных
в дальнейшем уже

ную часть красного
черной субстанции.

В процессе онтогенеза
особенно отчетливо

красного ядра (*Rm*)
ная зона черной суб-

группы уже к 7½ лунных
Подкорковые об-

к ядру двигательного
вплоть до взрослого,
отношения (табл. 2).

Отношение объема коркового

Морфолог

Поле 4

6

Стриатум

Наружный членик бледного

Внутренний членик бледного

Люисово тело

Красное ядро

Черная субстанция

Из таблицы можн

размеров (около 40%)

ние из междуточного и

и люисово тело). Поля

шара, происходящие и

половины этой величи

шара занимает как бы

группами образований.

Изучение индивиду

ной области дает нам

того, что эта область о

ческого) анализатора. П

сей коры мозга, включа

наличие в поле 4 зерни

мянная субстанция оказывается частично под внутренним члеником, образуя вместе с ним межуточную зону между конечным и межуточным мозгом.

Красное ядро и черная субстанция закладываются в онтогенезе в возрасте $1\frac{1}{2}$ —2 лунных месяцев. К 3 лунным месяцам (рис. 93,а) и в дальнейшем уже можно различить мелкоклеточную и крупноклеточную части красного ядра, а также компактную и ретикулярную зоны черной субстанции. В возрасте около 5,5 лунных месяцев эти отношения особенно отчетливы и напоминают отношения у взрослого (рис. 93,в). В процессе онтогенеза особенно увеличивается крупноклеточная часть красного ядра (*Rm*) и отстает в росте мелкоклеточная (*Rp*). Компактная зона черной субстанции делится на многочисленные клеточные группы уже к $7\frac{1}{2}$ лунным месяцам.

Подкорковые образования, как и корковые поля, относящиеся к ядру двигательного анализатора, в течение онтогенеза развиваются вплоть до взрослого, как это наглядно показывают количественные соотношения (табл. 2).

Таблица 2

Отношение объема корковых и подкорковых образований двигательного анализатора к объему их у взрослого (в %)

Морфологическое образование	5 1/2 лунных месяцев	Новорожденный	7 лет	Взрослый
Поле 4	7	22	84	100
» 6	—	10	76	100
Стриатум	6	19	97	100
Наружный членик бледного шара	8	23	98	100
Внутренний членик бледного шара	12	32	98	100
Люисово тело	22	40	94	100
Красное ядро	17	37	94	100
Черная субстанция	14	39	94	100

Из таблицы можно видеть, что к моменту рождения наибольших размеров (около 40%) достигают подкорковые образования, происходящие из межуточного и среднего мозга (черная субстанция, красное ядро и люисово тело). Поля 4 и 6, стриатум и наружный членик бледного шара, происходящие из конечного мозга, в это время едва достигают половины этой величины (около 20%). Внутренний членик бледного шара занимает как бы промежуточное положение между этими двумя группами образований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение индивидуального развития полей 4 и 6 коры прецентральной области дает нам новые убедительные доказательства в пользу того, что эта область относится к ядру двигательного (или кинестетического) анализатора. Помимо широко известного факта происхождения всей коры мозга, включая поле 4 и 6, из задней рецепторной пластинки, наличие в поле 4 зернистого слоя IV, значительное сходство в темпах

роста и особенностях развития полей 4 и 6 с другими полями коры — все это подтверждает афферентную (или рецепторную) природу прецентральной области. Это согласуется также и с наличием афферентных волокон, идущих из зрительного бугра в прецентральную область (Е. Л. Вендерович, 1916), и окончаний афферентных волокон в полях 4 и 6 (Г. И. Поляков, 1959).

Таким образом, о значении передней центральной извилины как афферентной (рецепторной) области мозга, т. е. отнесение ее полей к ядру двигательного анализатора, говорят не только физиологические данные (Н. И. Красногорский, 1911), но и морфологические факты, особенно полученные при изучении развития прецентральной области как в онто-, так и в филогенезе. В сравнительно-анатомическом ряду млекопитающих на низших ступенях развития поле 4 обладает вполне отчетливо выраженным слоем IV. У сумчатых, грызунов, насекомоядных (Л. А. Кукуев, 1953) гранулярность сочетается с крупными пирамидными клетками в слое V. Видимо, в начальных этапах развития у млекопитающих, когда двигательный и кожный (чувствительный) анализаторы в коре мозга пространственно еще не разделены, осуществляется далеко идущее перекрытие ядер этих анализаторов, что согласуется и с физиологическими данными (В. М. Бехтерев, 1887; Р. А. Тарханов, 1879). И только у хищных можно разделять двигательный и кожный анализаторы, хотя и здесь они остаются частично перекрытыми (О. С. Адрианов, 1952). Нет полного разделения кожного и двигательного анализаторов и у приматов и даже у человека, где поле 3/4 и поле 5, характеризующиеся сочетанием гранулярности с гигантскими пирамидными клетками, представляют собой, по-видимому, частичное перекрытие ядер кожного и двигательного анализаторов. Процесс постепенного выделения в коре ядра двигательного анализатора находит отражение и в онтогенезе, в виде постепенного исчезновения слоя IV и появления агранулярности, характерной для полей 4 и 6, что можно рассматривать как рекапитуляцию анцестральных признаков, то есть повторение в онтогенезе признаков, имевшихся в филогенезе у предков. Частичное перекрытие ядер двигательного и кожного анализаторов находит свое подтверждение и в известных данных по электрическому раздражению передней и задней центральных извилин у человека (Пенфильд, — Penfield, и Болдрей — Boldrey, 1937), согласно которым только 80% электровозбудимых двигательных точек находится на передней центральной извилине, а остальные 20% на задней центральной извилине. Если поле 4 и 6 по основным признакам можно выделить у человеческого плода в возрасте 5½—6 лунных месяцев, то деление этих полей на подполя становится возможным только к моменту рождения. Наиболее отчетливо разделение на подполя осуществляется в поле 6 (подполя 6а, 6б, 6в). Отчетливыми становятся и различия в дорсальных и вентральных отделах поля 4. По направлению к роландовой покрышке уменьшаются размеры гигантских пирамидных клеток, они становятся более приземистыми, кора постепенно сужается в поперечнике, клетки всех слоев уменьшаются в размерах и возрастает их густота. По этим признакам были выделены подполя в поле 4 (подполя 4а, 4в и 4с по Фогту). Выделение полей 4 и 6, дальнейшая их дифферен-

цировка на подполя также является выражением рекапитуляции анцестральных признаков. На ранних стадиях филогенеза млекопитающих, грызунов, насекомоядных двигательная кора еще Бродманом (1909) обозначена как поле 4+6. У хищных эти поля уже разделены. В основном тот же процесс происходит и в онтогенезе вместе с дифференциацией сенсорных и моторных полей.

Начиная с $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев внутриутробной жизни в поле 4 и на протяжении всего внутриутробного периода обнаруживается слой IV. Он имеется и у новорожденного и исчезает только после рождения. Однако он исчезает только как слой, а составляющие его клетки остаются рассеянными в слоях III и V, что подтверждается и исследованиями нейронного строения (Г. П. Жукова, 1953). Это обстоятельство также представляется особенно важным для понимания прецентральной области как ядра двигательного анализатора, поскольку звездчатые клетки, составляющие слой IV, рассматриваются как воспринимающие. Необходимо обратить особое внимание на общее как для поля 4, так и для поля 6 прогрессивное развитие слоя III. Ширина слоя III коры увеличивается в онтогенезе не только абсолютно, но и относительно. Это обстоятельство имеет принципиальное значение, поскольку слою III мы имеем все основания приписывать высокие аналитико-синтетические функции. Таким образом, в онтогенезе имеются морфологические факты в пользу высокой структурной организации как поля 6, так и поля 4.

Общность строения полей 4 и 6 проявляется цитоархитектонически на ранних стадиях развития до $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев, а по нейронному строению, согласно данным Г. И. Полякова (1940), до 4 лунных месяцев. Таким образом дифференцировка этих полей в онтогенезе (как и в филогенезе) происходит из структур, имеющих общий характер. С 5—6 лунных месяцев появляются различия в строении поля 4 и поля 6 (более выраженная гранулярность, наличие гигантских пирамидных клеток Беца) и поля 4 по сравнению с полем 6. Однако сходство между полями 4 и 6 сохраняется вплоть до взрослого — оба поля становятся агранулярными, имеется большая ширина коры, слабо выраженная горизонтальная слоистость, постепенный переход в белое вещество.

В постнатальном развитии в первые 2 года жизни поле 6 и особенно поле 4 развиваются заметно более интенсивно по сравнению с полями лобной области (Е. П. Кононова, 1948). Эти данные согласуются и с заключениями других исследователей (Конель — Conel, 1959).

Наиболее интенсивно развиваются и раньше созревают верхние и средние отделы поля 4 и поля 6, а оперкулярные отделы (представительство лица и головы) заметно отстают в своем развитии. Это также совпадает с данными Конеля (1959), М. С. Войно (1960), Т. И. Беловой (1958) и других исследователей.

Наряду со сходством в строении и развитии полей 4 и 6 обнаруживаются и различия. Различия эти обнаруживаются в темпах роста каждого из этих полей. Если поле 4 несколько отстает от темпа роста всей коры, уменьшаясь относительно всей коры от 5,4% в 5,5 лунных

месяцев до 1,7% у взрослого, то поле 6 растет, несколько увеличиваясь соответственно от 5,6 до 7,4%.

Корковые и подкорковые образования двигательного анализатора растут и развиваются вплоть до взрослого. Однако этот рост осуществляется различными темпами в различные периоды онтогенеза. Так, подкорковые образования к моменту рождения достигают 30—40% объема этих образований у взрослого, а поле 4 и поле 6 не превышают 20—29%. После рождения особенно интенсивно растет поле 6. Его объем увеличивается на 90% в постнатальном онтогенезе.

Из особенностей развития подкорковых образований двигательного анализатора наиболее существенной, с нашей точки зрения, является различное происхождение наружного (из конечного мозга) и внутреннего (из межуточного мозга) члеников бледного шара и их последующая конвергенция по положению и клеточной структуре. Онтогенетическим и филогенетическим различиям двух члеников бледного шара соответствуют и особенности симптоматики при изолированном поражении каждого из них (Клейст — Kleist, 1927; Н. В. Коновалов, 1948).

Вторым, важным онтогенетическим фактом, ранее не известным, является факт существования общей клеточной закладки внутреннего членника бледного шара и люисова тела (с 2 до 3½ лунных месяцев). Онтогенетическая общность этих двух морфологических образований вполне согласуется и с присущей этим образованиям двигательной функцией.

Необходимо подчеркнуть также происхождение из конечного мозга безымянной субстанции, которая в процессе онтогенеза продвигается в направлении межуточного мозга, образуя вместе со внутренним членником бледного шара своеобразную «межуточную зону», подобную описанным И. Н. Филимоновым межуточным зонам в коре мозга. Внутренний членник бледного шара вместе с безымянной субстанцией образует «межуточную зону» между конечным и межуточным мозгом. Эта зона не может быть отнесена ни к тому, ни к другому, поскольку внутренний членник бледного шара происходит из межуточного, а безымянная субстанция из конечного мозга.

Из всего сказанного становится ясным, что отношения между различными уровнями аппаратов моторики морфологически и, особенно, эволюционно-морфологически оказываются очень сложными. Морфологические образования различных уровней как бы проникают друг в друга, образуют межуточные зоны. В морфологических образованиях низшего уровня появляются и прогрессивно увеличиваются представители высших уровней. Поэтому нарушение моторики в случаях патологии того или иного уровня нельзя считать только сведением ее на низший уровень. Это правильно только частично. Другая часть дела состоит в том, что при оценке поражения любого уровня моторики необходимо обращать внимание на специфику этого поражения, свойственную только человеку. Изучение онтогенеза двигательной зоны коры и подкорковых образований пирамидной системы дает основание для сомнений в отношении строгого разделения пирамидной и экстрапирамидной системы, особенно на ее корковом уровне (отношение поля 4 к пирамидной, а поля 6 к экстрапирамидной системе). Основанием для

таких сомнений служит тесное отношение поля 4 к стриатуму (хвостатому ядру и скорлупе), что выражается в одновременном начале дифференцировки гигантских пирамидных клеток поля 4 и крупных клеток хвостатого ядра и скорлупы. Если к этому прибавить данные о связях поля 4 с морфологическими образованиями экстрапирамидной системы, то такие сомнения становятся еще более правомерными. По-видимому, более правильным является рассмотрение корковых полей, в том числе и полей 4 и 6 ядра двигательного анализатора, как обладающих сложными функциями, что выражено И. Н. Филимоновым как принцип мультифункциональности корковых формаций. Видимо, поле 4 имеет преимущественное отношение к пирамидной системе, но частично относится и к экстрапирамидной. Поле 6 большее отношение имеет, видимо, к экстрапирамидной системе, но связано и с пирамидной. Напрашивается вывод о том, что корковое представительство двигательного анализатора (а через него и вся кора мозга) имеет в качестве эфферентного аппарата и пирамидную и экстрапирамидную систему, а вероятно, еще и мозжечковую, что морфологически и эволюционно-морфологически еще недостаточно изучено.

В онтогенезе корковых и подкорковых образований двигательного анализатора выявляется также следующая закономерность. Дифференциация мелких и крупных клеток хвостатого ядра, скорлупы, мелких и крупных клеток красного ядра, клеток люисова тела довольно близко совпадает по времени с дифференциацией клеток в поле 6 и поле 4, особенно последнего, т. е. в сроки около $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев. Это же явление отмечено также в зрительном анализаторе (кора поля 17 и наружное коленчатое тело, Н. С. Преображенская, 1955) и кожном анализаторе (кора и ядра зрительного бугра, В. М. Минаева, 1961). Мы склонны расценивать это явление, как влияние процесса развития коры мозга на развитие подкорковых образований. Как осуществляется это влияние? Оказывает ли воздействие начало дифференцировки клеток в подкорковых образованиях на одновременное начало этих процессов в коре мозга — в настоящее время еще не ясно. Однако на тесные соотношения между корковым концом двигательного анализатора и полосатого тела указывает наличие корково-стриарных связей, обнаруженных рядом исследователей в эксперименте (Л. А. Кукуев, 1955; Харман с сотр. — Harman a. oth., 1954, и др.).

В развитии движений ребенка на основании данных онтогенеза большое значение необходимо придавать периоду первых недель после рождения. Уже в это время вступают в деятельность все уровни, включая корковый, но в сложных соотношениях. Нет, по-видимому, оснований говорить о чисто «паллидарной» или «стриарной» моторике у ребенка, скорее можно говорить о преимущественно стриарной моторике и т. д. Ядро двигательного анализатора (кора прецентральной области) созревает неравномерно, насколько позволяют судить цитоархистические данные. Между 2 и 4 годами поле 4 приобретает структурные данные, сходную со структурой у взрослого. В отношении поля 6 это имеет место только позднее — к 7 годам. Онтогенез двигательного анализатора показывает, что как корковые, так и подкорковые образования растут и развиваются вплоть до взрослого, но различными темпами.

Глава IX

ЛОБНАЯ ОБЛАСТЬ

Начало изучения структуры и функций лобной доли большого мозга относится к первой четверти XIX столетия, но и в настоящее время вопрос о ее значении еще остается далеким от разрешения.

Неоднородность строения лобной области, своеобразие ее развития, богатство связей с корой других областей и с подкорковыми образованиями, наличие в лобной области полей, имеющих отношение ко второй сигнальной системе, — все это говорит о ее функциональной многозначности.

Долгое время лобная область рассматривалась как «немая», поражение которой будто бы не дает ясных симптомов. Большой помощью для изучения коры большого мозга явилось применение эксперимента. Но если для некоторых отделов нервной системы путем эксперимента и удалось установить их функциональное значение, то для лобной области это осталось нерешенным, полученные при эксперименте выводы были противоречивы. К тому же, у таких животных, как собака и кошка, являющихся излюбленными экспериментальными животными, лобная область слабо развита. Клиническая картина, вызванная экспериментальным вмешательством на мозге этих животных, не могла быть перенесена на человека. Клинические данные при поражении лобной области человека показали, что возникающие при этом симптомы исключительно сложны и многообразны. При ее поражении большое место занимает расстройство психики.

В прошлом столетии французский ученый Брока отметил расстройство речи — афазию — при поражении оперкулярной части нижней лобной извилины левого полушария. В дальнейшем к оперкулярной была присоединена и триангулярная часть нижней лобной извилины. До сего времени клинические данные подтверждают связь афазии с очагом в пределах нижней лобной извилины левого полушария. Симптоматика при поражении лобной области очень богата и многообразна, но не все симптомы можно отнести за счет только ее заболевания, так как она тесно связана с другими корковыми и подкорковыми образованиями головного мозга.

За последние годы было высказано предположение (А. Г. Иванов-Смоленский, 1956 и др.), что лобная область относится к двига-

тельному анализатору и обеспечивает наиболее сложные двигательные функции, в частности речедвигательную.

На основании литературных данных известно, что лобная область богата связями как с корой, так и с подкорковыми образованиями. Выделяются: 1) связи кортикальные, из которых наиболее ясными являются те, которые соединяют наружную поверхность лобной области с долями теменной, затылочной и височной, орбитальную ее поверхность — с теменной и височной и, наконец, поверхность орбитомедиальную — с корой верхней лимбической извилины и вторично с корой гиппокамповой извилины. Все эти связи идут в двух направлениях; 2) связи кортико-таламические соединяют префронтальную кору со зрительным бугром, с двумя группами его ядер — дорсо-медиальными и передними. Первая группа ядер соединяется со всей префронтальной корой (за исключением поля 32); высказано предположение, что волокна эти скорее центрофугальные, чем центропетальные.

В составе длинных ассоциационных путей идут волокна, соединяющие поля лобной области с полями других областей.

В литературе мало работ, посвященных развитию лобной области. Подробные описания развития мозга ребенка от новорожденного до 2 лет дает Декабан (1959). Автор описывает не только строение нервной системы, но и поведение ребенка в соответствующих возрастах. Особенно подробно он останавливается на развитии речи у ребенка. Описываются и процессы миелинизации коры и подкорковых образований. Автор отмечает, что в возрасте двух лет все длинные ассоциационные и проекционные волокна хорошо миелинизированы, в то время как дугообразные волокна и короткие ассоциационные в белом веществе у лобного полюса и в нижних задневисочных отделах миелинированы еще не полностью. Это соответствует цитоархитектоническим данным — в этом возрасте еще не закончено развитие клеточных образований, особенно в полях филогенетически новых.

Большая работа о развитии коры в онтогенезе человека принадлежит Кюнелю (1939—1963). Автором изучалось цито- и миелоархитектоническое, волокнистое и невронное строение всей коры в различных возрастах от новорожденного до четырех лет.

Из более ранних работ по онтогенезу коры надо отметить работы Альдама (Aldama, 1920), Аоки (Aoki, 1934).

Интересные данные представлены С. А. Саркисовым (1948) относительно развития шипиков на дендритах клетки в онтогенезе. Шипики начинают появляться у человека лишь к восьми лунным месяцам. Раньше всего они появляются на нейронах наиболее рано созревающих полей коры — прецентральной и постцентральной областей и раньше обнаруживаются на крупных пирамидных клетках слоя V. Развитие шипиков идет интенсивно в течение первых месяцев после рождения.

Лобная область относится к филогенетически наиболее новым образованиям большого мозга. У представителей млекопитающих, стоящих ниже приматов, лобная область состоит из двух — трех полей, лежащих ниже приматов, лобная область состоит из двух — трех полей, лежащих у лобного полюса, и только у медведей (В. М. Светухина, 1959) лобная область увеличивается в размерах и состоит из большего количества полей.

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

Закладка борозд лобной области происходит неодновременно, и темп их развития также неодинаков.

В возрасте 6 лунных месяцев в лобной области на месте будущих борозд имеются небольшие вдавления (рис. 94). На наружной поверхности выражена только сильвиева борозда (*fissura sylvii*), на внутренней — мозолисто-краевая борозда (*sulcus calloso-marginalis*), на нижней — небольшой отрезок задних отделов обонятельной борозды (*sulcus olfactorius*).

Развитие борозд вначале идет очень медленным темпом, и в возрасте 7 лунных месяцев выраженных борозд на поверхности полушария, кроме вышеописанных, еще не видно. Некоторые борозды состоят не из одного, а из нескольких вдавлений. В дальнейшем борозды начинают развиваться быстрее, намеченные на поверхности полушария вдавления становятся глубже, края их сближаются, и они превращаются в борозды, отдельные отрезки борозд соединяются между собою. В возрасте 6 лунных месяцев довольно хорошо выявляются прецентральные борозды, из лобных борозд раньше развивается верхняя, появляется также одна из передних ветвей сильвиевой борозды. Сильвиева борозда еще широко раскрыта и хорошо виден островок.

В возрасте 9 лунных месяцев появляются небольшие углубления будущих третичных борозд. Все вторичные борозды хорошо развиты, имеют достаточную глубину, рельеф внутри борозд усложняется, появляются переходные извилины. У новорожденного имеются все основные борозды, но выражены они неравномерно — центральная их часть более глубока; разветвление борозд едва намечается. Извилины еще узки.

С возрастом строение борозд усложняется. Извилины становятся шире, выпуклее, борозды — глубже, ветвистее, длиннее. Третичные борозды как самостоятельные, так и отходящие от основных борозд более многочисленны, но они еще мелкие. Внутренний рельеф борозд усложняется.

В возрасте 1 года можно отметить дальнейшее развитие борозд и извилин по сравнению с мозгом новорожденного. Мозг ребенка в 7 лет по внешнему виду, по сложности строения борозд и извилин напоминает мозг взрослого человека, хотя извилины все еще менее широки и выпуклы.

В дальнейшем развитии лобная область увеличивается в объеме, сохраняя сложность строения, и в возрасте 12 лет не отличается от мозга взрослого. Вместе с височной областью она составляет почти половину всего полушария. Асимметрия в строении борозд в обоих полушариях появляется уже в самом раннем периоде, как только начинается закладка борозд, и наблюдается на всем протяжении развития. Асимметрия проявляется в расположении борозд, в их форме, длине и в количестве ответвлений.

Нельзя отметить преимущественного развития борозд лобной области в одном из полушарий.

Поля лобной области характеризуются у взрослого: 1) значительной шириной коры за счет верхнего или нижнего ее этажей, в некоторых полях преобладает верхний этаж (слои II—IV), в других нижний (слои V—VI—VII); 2) развитыми зернистыми слоями; 3) хорошо выраженной радиальной исчерченностью, отчетливо выявляющейся то во всем поперечнике коры, то в одном из ее этажей; 4) значительным по ширине слоем III, с клетками правильной пирамидной формы, постепенно увеличивающимися в глубину, в связи с чем этот слой делится на 3 подслоя. В подслое III³ клетки относительно больших размеров; 5) довольно широким слоем V, подразделенным на 2 подслоя: верхний, богатый довольно крупными пирамидными клетками, нижний, более бедный клетками меньших размеров, вследствие чего этот подслой образует полосу просветления; 6) слоем VI средней ширины с клетками разнообразными по форме, с постепенным переходом в слой VII; 7) постепенным переходом слоя VII в белое вещество.

Лобная область человека делится на 10 полей — поля 8, 9, 10, 11, 12, 44, 45, 46, 47, 32, которые отличаются не только по строению, но и по развитию.

В раннем периоде развития (5 лунных месяцев) кора лобной области делится на ряд участков, отличающихся друг от друга, но еще не имеющих характерных особенностей того или другого поля. В дальнейшем в процессе развития появляются структурные особенности, характерные для каждого поля.

Поле 8 является переходным к прецентральной области.

В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 95, а) кора в поле 8 еще плохо дифференцирована. Ширина коры равна 1,43 мм. Слой I не широк, беден клетками, диффузно расположенными. Непосредственно под слоем I располагается очень плотная узкая полоска, соответствующая слою II. Полоса клеток, лежащая между слоем II и подслоем, образующим просветление, соответствует слоям III, IV и слою V, ниже которого лежит плотная полоса, соответствующая слоям VI и VII.

В возрасте около 8 лунных месяцев ширина коры равна 1,58 мм. Строение коры несколько меняется (рис. 95, б), в средней ее части количество клеток несколько увеличивается. Эту часть коры можно рассматривать как слой IV. Кверху от него до слоя II лежит слой III, а ниже слои V и VI. Клетки слоя VI при переходе в слой VII постепенно уменьшаются по размерам и по количеству. Клетки имеют еще эмбриональную форму. Переход в белое вещество постепенный.

У новорожденного ширина коры — 1,75 мм, лучше выявляется деление коры на слои (рис. 95, в). Нижние слои яснее дифференцированы, чем верхние; клетки верхних слоев имеют эмбриональный характер. Слой I широкий, беден клетками, диффузно расположенными по слою. Клеток несколько больше по периферии слоя I. Слой II очень узкий, клеток несколько больше по периферии слоя I. Слой III широкий, богат клетками, образующими радиальную исчерченность. Клеток несколько больше в нижних отделах слоя, что указывает на начало деления слоя на подслои. Слой IV содержит мелкие зернистые клетки, проникающие

и соседние слои, а в самом слое IV среди зернистых клеток видны более крупные клетки из соседних слоев. Слой V можно разделить на 2 подслоя. Подслой V¹ более богат клетками, чем подслей V², образующий светлую прослойку. Слой VI ясно отделяется от слоя V благодаря большому количеству полиморфных клеток, при переходе в слой VII количество клеток и их размеры уменьшаются. Переход в белое вещество постепенный.

В возрасте одного года ширина коры — 2,4 мм. Границы между слоями еще не особенно ясны. Имеются единичные клетки правильной пирамидной формы (рис. 95, з).

Слой I довольно широкий, богат клетками. Слой II узкий, образован мелкими зернистыми клетками, среди которых встречаются небольшие пирамиднообразные клетки. Слой III средней ширины, содержит клетки, размеры и количество которых неодинаково: размеры клеток увеличиваются в глубину, в подслое III² клеток меньше, так что он образует полосу просветления. Клетки подслоя III³ более крупны. Клеток правильной пирамидной формы немного. Радиальная исчерченность выражена слабо. Слой IV образован мелкими зернистыми клетками в небольшом количестве, среди зернистых клеток видны клетки из соседних слоев. Слой V по количеству клеток делится на 2 подслоя: подслей V¹ более богат клетками и они крупнее, чем в подслое V². Слой VI состоит из более крупных клеток, разнообразных по форме. В слое VII клеток меньше и по размерам они более мелкие. Переход в белое вещество постепенный.

В возрасте 7 лет (рис. 96, а) кора широкая — 2,85 мм, богата клетками различных размеров. Слои II и IV развиты слабо, особенно слой IV. Клетки в слоях III и V неодинаковы по размерам и по количеству, что позволяет эти слои разделить на подслои. Много клеток правильной пирамидной формы. Постепенный переход в белое вещество.

В слое I на периферии клеток больше. Слой II образован мелкими зернистыми клетками в небольшом количестве, к которым присоединяются мелкие пирамидные. Без резких границ слой II переходит в слой III, довольно широкий, делящийся на 3 подслоя. Из них подслои III¹ и III³ богаты клетками, а подслей III² беден. Подслей III³ богат клетками, среди которых имеются довольно крупные клетки правильной пирамидной формы. В слое IV имеются клетки мелкие, зернистые, видны клетки и из соседних слоев. Слой V делится на 2 подслоя. Границы слоя V со слоем VI довольно ясные. В слое VII клеток меньше и они мельче по размерам. Переход в белое вещество постепенный.

Поле 9. На 6-лунном месяце (рис. 97, а) ширина коры равна 1,25 мм. Разделение на слои едва намечается. Слой I средней ширины, довольно богат мелкими клетками. Глубже слоя I находится широкая плотная полоса радиально расположенных клеток, разделенных узкими светлыми прослойками белого вещества. Особенно плотно лежат клетки под слоем I. Эту часть можно выделить как слой II. Широкая плотная полоса соответствует слоям III и IV, затем идет неширокая светлая полоска, где клетки расположены более разреженно — будущий слой V. Книзу неширокая полоска плотно лежащих клеток, соответствующая

слою VI, постепенно переходящая в слой VII с меньшим количеством и более мелкими клетками.

На 8-м лунном месяце ширина коры равна 1,6 мм. Дифференцировка на слои выражена несколько лучше (рис. 97, б).

У новорожденного кора поля 9 постепенно дифференцируется, увеличивается ее ширина — 1,76 мм (рис. 97, в). Верхние слои немного шире нижних. Радиальная исчерченность лучше выражена в верхних слоях. Клетки нижних слоев в большей степени утрачивают эмбриональный характер, чем клетки в верхних слоях. Слой I широкий, относительно беден клетками, их больше на периферии слоя. Слой II образован мелкими зернистыми клетками, в небольшом количестве — более крупными из соседних слоев. Слой III довольно широкий, в нем встречаются клетки, еще имеющие эмбриональный характер, но среди них появляются клетки, напоминающие пирамидные. К клеткам слоя IV примешиваются клетки из соседних слоев. Затем следует более светлая полоска, соответствующая подслою V². За просветленным слоем идет более плотная полоска — слой VI. Количество и величина клеток уменьшается при переходе в слой VII.

В возрасте 14 дней после рождения ширина коры равна 1,8 мм, разделение на слои яснее. Радиальная исчерченность лучше выражена в верхних слоях. Встречаются только единичные пирамидные клетки. Слои II и IV образованы мелкими зернистыми клетками в большом количестве. Слои III и V разделены на подслои. Подслои III³ и V¹ богаты клетками, размеры клеток одинаковы во всех подслоях. Слой VI богат клетками небольших размеров, разнообразных по форме.

В возрасте 1 года кора поля 9 в общем напоминает кору 14-дневного ребенка, но имеются изменения: ширина коры — 2,37 мм, клетки ее более крупные, ряды клеток менее плотные, клетки разнообразны по величине и по форме. Радиальная исчерченность проходит через все слои, лучше выражена в верхних слоях (рис. 97, г).

В возрасте 7 лет кора поля 9 шириной 2,9 мм, клетки ее крупные (см. рис. 96, б), лежат правильными рядами, образуя радиальную исчерченность, проходящую через все слои. Многие клетки имеют правильную пирамидную форму, таких клеток больше в слое III.

Поле 10. В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 98, а) кора поля 10 шириной 0,95 мм не делится на слои, но по богатству клетками, по их расположению, кору этого поля можно разделить на три части — слой I, верхние отделы корковой пластинки, со сплошным расположением клеток и нижние ее отделы, где имеется менее плотное расположение клеток. В нижнем отделе коры клетки рассеиваются в белом веществе. В краевой зоне клетки очень мелкие, их относительно много, они диффузно расположены по поперечнику; на границе с корковой пластинкой клеток несколько больше. В верхнем отделе корковой пластинки выделяется узкая полоска, где клетки лежат наиболее плотно одна к другой. Слабо выражена радиальная исчерченность.

На 8-м лунном месяце строение коры отличается от коры предыдущего возраста (рис. 98, б). Намечается разделение коры на слои. Кора становится значительно шире, ее ширина равна 1,45 мм, плотной остается только одна полоска — второй слой (слой II) довольно узкий.

У новорожденного (рис. 98, в) кора становится шире — 2,00 мм. Разделение коры на слои более ясное. Верхние слои шире и богаче клетками, чем нижние. Клетки в разных слоях различны по величине, по форме и по количеству. Слои II и IV хорошо выражены, слои III и V делятся на подслои. Слои II и IV, VI и подслой V¹ богаты клетками. Радиальная исчерченность выражена.

В возрасте 14 дней после рождения кора поля 10 довольно хорошо дифференцирована, ясно разделена на слои, а слои на подслои (рис. 98, г). Слой II и IV и подслои III³ и V¹ богаты клетками, неодинаковыми по величине, более крупные клетки в подслое III³. В подслоях III² и V² имеется просветление. Клетки слоев III и V пирамидной формы, а в слое VI очень разнообразной. Радиальная исчерченность проходит через все слои. Переход в белое вещество постепенный.

В возрасте 1 года (рис. 99, а) разделение коры поля 10 на слои очень ясное. Ширина коры равна 2,3 мм, за счет ширины верхних слоев, клетки более крупные, но менее густо расположены. Радиальная исчерченность проходит через все слои. Слои II и IV богаты клетками, мелкими, зернистыми, в слое II, помимо зернистых клеток, имеются и более крупные, угловатые клетки. Слои III и V делятся на подслои. В подслоях III³ и V¹ клеток больше и они более крупные. В подслоях III³ и V² хорошо выражены полосы просветления. Слой VI богат клетками. Постепенный переход в слой VII, а затем и в белое вещество.

В возрасте 2 лет кора поля 10 напоминает по строению кору предыдущего возраста (рис. 99, б); ширина коры равна 2,35 мм. Размеры клеток слоя III увеличиваются в глубину, достигают довольно больших размеров; разделение слоя III и V на подслои ясное. Подслои III² и V² бедны клетками. Радиальная исчерченность имеется только в верхних слоях, в нижних слоях V и VI клетки лежат более беспорядочно.

В возрасте 7 лет ширина коры равна 2,5 мм, кора приобретает все характерные особенности данного поля взрослого (рис. 99, в), отличаясь от него шириною как всей коры, так и отдельных ее слоев, величиною клеток и меньшей густотой, верхние слои несколько шире нижних, но слои менее богаты клетками; яснее отграничены один от другого. Радиальная исчерченность проходит через все слои.

Поле 11 является одним из самых узких по ширине коры полей лобной области. В возрасте 6 лунных месяцев ширина коры равна 0,95 мм. В этом возрасте кора еще не дифференцирована, состоит, помимо слоя I, из полосы плотно расположенных клеток, которые лежат особенно плотно на границе со слоем I. Эту часть коры можно рассматривать как будущий слой II, вся же остальная часть коры соответствует остальным слоям. Клетки в коре поля 11 лежат настолько плотно, что трудно судить об их форме и величине.

У новорожденного дифференцировка коры на слои намечается, но границы слоев еще не вполне ясные. Клетки лежат менее плотно, так что можно различить их величину и форму. Ширина коры равна 1,35 мм. Слой I довольно широк, образован мелкими клетками, несколько больше их на периферии слоя. Слой II состоит из мелких клеток, плотно лежащих одна к другой. Слой III образован мелкими клетками, одно-

образными по форме и величине, что не дает возможности разделить слой на подслои; глубже, между клетками слоя III, появляется большое количество мелких зернистых клеток, местами вытесняющих более крупные клетки, местами располагающихся между ними. Этот участок относится к слою IV. Ниже находятся мелкие, неопределенной формы клетки — слой V, еще не разделяющийся на подслои, только местами в нем видны очаги просветления. Ниже слой VI, который постепенно переходит в слой VII и далее в белое вещество.

В возрасте 1 года ширина коры — 1,62 мм, верхние слои шире нижних. Разделение на слои вполне ясное. Нижние слои богаче клетками, в верхних же слоях клетки крупнее. Радиальная исчерченность слабо выражена, особенно в нижних слоях. Граница с белым веществом более четкая.

В возрасте 7 лет ширина коры — 2,15 мм, менее богата клетками, но клетки в ней крупнее. Радиальная исчерченность ясно выражена в верхних слоях. Слой I широкий, беден клетками. Слой II образован мелкими зернистыми клетками и в небольшом количестве мелкими пирамидными, переход в слой III постепенный. Слой III широкий, делится на подслои, в подслоях III¹ и III³ клеток больше, чем в подслое III². В подслое III³ много крупных клеток, в большом количестве правильной пирамидной формы. В нижних отделах слоя III встречаются мелкие зернистые клетки из слоя IV, границы слоя IV с соседними слоями выражены нерезко. Слой V делится на 2 подслоя. Подслой V¹ богат клетками, относительно больших размеров. Слой VI узкий, хорошо отделяется от слоя V количеством и формой клеток. При переходе в слой VII количество клеток и их размеры уменьшаются.

Поле 44. В возрасте 5 лунных месяцев корковая пластинка шириною в 1,0 мм делится только на 2 этажа — верхний с плотным расположением клеток и нижний, где клетки расположены менее плотно.

В возрасте 6 лунных месяцев ширина коры равна 1,33 мм (рис. 100, а), слой I — узкий, беден клетками, которые очень мелки и диффузно расположены. Затем идет узкая полоска, клетки которой настолько густо расположены, что нельзя определить их форму (слой II). Глубже корковая пластинка делится более светлой прослойкой на две неравномерные по ширине полоски — верхнюю, более широкую, соответствующую слоям III—IV, и нижнюю, соответствующую слою VI, переходящему постепенно в слой VII и в белое вещество. Светлая прослойка соответствует слою V. Клетки эмбрионального типа, небольших размеров.

На 8-м лунном месяце ширина коры — 1,40 мм. Дифференцировка на слои и радиальная исчерченность выражены яснее. Верхние слои шире нижних. Переход в белое вещество постепенный.

Кора новорожденного имеет ширину 1,55 мм, верхние слои шире нижних. Границы слоев довольно ясные (рис. 100, б). Клетки расположены правильными рядами, образуя радиальную исчерченность, особенно хорошо выраженную в верхних слоях. Постепенный переход слоя VII в белое вещество.

Слой I не широк, образован мелкими клетками, диффузно расположенными по слою. Слой II узкий, богат мелкими круглыми клетками

и более крупными, неопределенной формы. Слой III образован небольшими клетками. В нижних его отделах среди более крупных клеток появляются мелкие, зернистые, которые глубже образуют слой IV, здесь неширокий. Слой V делится на верхний подслой V¹, богатый клетками, нижний подслой V², бедный клетками небольших размеров. Слой VI богат клетками, радиальная исчерченность в нем выражена слабее. В слое VII клетки значительно мельче и их меньше.

В возрасте 14 дней после рождения строение коры значительно изменяется (рис. 100, в), кора становится шире, ширина ее равна 1,85 мм, клетки местами пирамидной формы, расположены правильными радиальными рядами, несколько более разреженными по сравнению с мозгом новорожденного. Размеры клеток и их количество в слоях III и V неравномерно, подслои III² и V² беднее клетками и образуют полосы просветления; подслои III³ и V¹ более богаты клетками, среди них имеются и очень крупные. Слои I и IV ясно выражены. Слой VI содержит много клеток и вместе со слоями II и IV образует горизонтальную исчерченность. Переход коры в белое вещество постепенный.

В возрасте 1 года дифференцировка коры продолжается — кора шириной 2,15 мм богата клетками, различными по форме и величине, хорошо выражена радиальная исчерченность, особенно в верхних слоях. Переход в белое вещество постепенный (рис. 100, г).

В возрасте 2 лет ширина коры равна 2,7 мм, ширина верхних слоев равна ширине нижних. Кора очень богата клетками различной формы и величины. Дифференцировка на слои очень ясная. Радиальная исчерченность хорошо выражена, особенно в верхних слоях (рис. 101, а).

В возрасте 7 лет кора вполне дифференцирована (рис. 101, б). По своему строению она мало отличается от мозга взрослого. Кора широкая, ширина ее равна 3,07 мм, богата крупными клетками, ясно разделена на слои. Радиальная исчерченность лучше выражена в верхних слоях.

Поле 45 в возрасте 6 лунных месяцев имеет слабо дифференцированную кору (рис. 102, а), не делится еще на слои. Ширина коры равна 1,3 мм. Слой I узкий, образован мелкими клетками, диффузно расположенными по слою. Затем идет очень широкая полоса плотно радиально расположенных клеток. Особенно плотно расположены клетки на границе со слоем I, образующие очень узкий слой II. Остальная часть плотной полосы, занимающей приблизительно половину всей ширины коры, соответствует слоям III и IV и частично слою V, глубже сменяется более просветленной полоской, соответствующей нижнему отделу слоя V, переходящей снова в плотную полосу — слой VI. При переходе в слой VII количество клеток уменьшается и клетки становятся меньше по размерам.

На 8-м лунном месяце кора становится шире. Непосредственно под слоем I лежит очень широкая полоса, образованная рядами плотно расположенных клеток. Эта часть пластинки образует слой II; приблизительно в средних отделах выделяется горизонтальная полоса клеток — слой IV, а между ними — слой III, широкий, образованный одинаковыми клетками. Под слоем IV радиальная исчерченность менее плотная, прослойки между клетками несколько шире — слои V и IV;

затем количество клеток уменьшается, и слой VI переходит в слой VII, который постепенно переходит в белое вещество. В верхних отделах коры клетки более крупные, в нижних они мельче. Форма клеток еще эмбриональная.

У новорожденного ширина коры — 1,75 мм. Верхние слои шире нижних (рис. 102, б). Кора яснее разделяется на слои. Верхние слои несколько богаче клетками. Радиальная исчерченность проходит через все слои, но в верхних она выражена лучше. Постепенный переход в белое вещество.

В возрасте 14 дней после рождения (рис. 102, в) ширина коры — 1,85 мм. Разделение коры на слои ясное. Радиальная исчерченность лучше выражена в нижних слоях, промежуток между рядами клеток расширяется. Размеры клеток и их количество увеличиваются. Слой III разделяется на подслои: в подслое III³ имеются очень крупные клетки. В подслое V¹, как и в подслое III³, имеются крупные клетки. Подслои III² и V² образуют полосы просветления. Большинство клеток имеет пирамидную форму или близкую к ней. Слои II и IV образованы мелкими зернистыми клетками, в слое II к ним примешиваются более крупные пирамидные, а в слое IV единичные крупные клетки из соседних слоев. Слой VI богат полиморфными клетками, имеет ясную границу со слоем V; постепенно переходит в слой VII, более бедный клетками такой же формы, как и в слое VI. Ясная граница с белым веществом.

Кора в возрасте 1 года — шириною 2,5 мм, ясно разделяется на слои, богата клетками (рис. 102, г). Радиальная исчерченность проходит через все слои, особенно хорошо выражена в верхних слоях.

Кора в возрасте 2 лет широкая (рис. 103, а), за счет верхних слоев, и богата клетками; слои ясно различаются по своему строению. Радиальная исчерченность проходит через все слои, особенно хорошо выражена в верхних слоях. Размеры и форма клеток различны во всех слоях. Подслои III¹ богат клетками довольно больших размеров, в небольшом количестве имеются в нем и очень крупные клетки, как и подслое V¹. Слои II и IV образованы мелкими зернистыми клетками, которых больше в слое IV; в слое II имеются клетки и более крупные. Слой VI богат клетками средних размеров, разнообразными по форме. В слое VII клеток меньше, и они мельче по размерам. Постепенный переход в белое вещество.

Кора поля 45 в возрасте 7 лет сходна с корой мозга взрослого, отличаясь от нее меньшей шириной и величиною клеток. Ширина коры — 2,35 мм. Клеток много и в разных слоях они различны по форме и величине. Радиальная исчерченность проходит через все слои (рис. 103, б).

Поле 46. Кора поля 46 в возрасте 6 лунных месяцев (рис. 104, а) — шириною 1,3 мм. Верхняя часть, имеющая вид темной полосы, образована плотно прилегающими друг к другу клетками. В нижней части корковой пластинки имеются мелкие очажки просветления различной величины.

В возрасте 7 лунных месяцев кора становится шире, количество очажков просветления увеличивается, в верхних отделах коры их еще немного, тогда как в нижних количество их значительно возрастает.

На 8-м лунном месяце ширина коры равна 1,55 мм, слабо выражено разделение коры на слои (рис. 104, б); очень плотным остается слой II, затем следует некоторое разрежение, соответствующее верхним отделам слоя III; в нижних отделах слоя III, в слое IV и в верхних отделах слоя V просветление выражено слабее. В нижних отделах слоя V снова имеется полоса просветления, которая видна и в слоях VI—VII. Переход в белое вещество нерезкий.

У новорожденного ширина коры равна 2,1 мм (рис. 104, в). Разделение на слои ясно выражено. Радиальная исчерченность проходит через все слои. Слой I довольно широкий, клетки его очень мелкие. Слой II образован группами клеток, расположенными радиально. Среди мелких клеток на границе со слоем III видны и более крупные. Слой III широкий, делится на 3 подслоя; наиболее богат крупными клетками подслой III³; наиболее разрежен подслой III². Слой IV образован мелкими зернистыми клетками, среди которых встречаются и более крупные. Слой V делится на два подслоя. Слой VI богаче клетками, чем подслой V² и они имеют другую форму, благодаря чему граница между слоями V и VI довольно ясная. Количество клеток и их размеры уменьшаются при переходе в слой VII. В белое вещество кора переходит постепенно.

В возрасте 14 дней после рождения кора по строению все больше принимает вид коры мозга взрослого, от которой отличается меньшей шириной и меньшими размерами клеток (рис. 104, г); кора шире, чем у новорожденного. Радиальная исчерченность проходит через все слои. Разделение на слои ясное.

В возрасте 1 года ширина коры — 2,70 мм, богата клетками (рис. 105, а). Радиальная исчерченность выражена хорошо. Разделение на слои ясное. Слои II и IV богаты клетками, особенно слой IV. Слой III очень широкий, клетки неравномерно расположены по величине, что дает возможность разделить слой на подслои. Крупных клеток больше в подслое III³, в подслое III² проходит более бедная клетками светлая полоска; такая же полоска имеется в подслое V²; подслой V¹ богат клетками. Клетки в слоях III и V в большинстве имеют пирамидную форму, в слое VI форма клеток очень разнообразна, в связи с чем граница между этими слоями очень ясная. Слой VI богат клетками.

В возрасте 7 лет ширина коры — 2,85 мм. Радиальная исчерченность проходит через все слои (рис. 105, б). Переход в белое вещество постепенный.

Поле 47. Делится на 5 подполей, отличающихся одно от другого. Дифференцировка поля 47 на подполя происходит в последние недели внутриутробной жизни.

Подполе 47³. В возрасте 6 лунных месяцев ширина коры подполя 47³ равна 1,1 мм (рис. 106, а). Кортикальная пластинка представлена довольно широкой полосой, образованной довольно плотно лежащими клетками. На границе со слоем I расположена узкая полоска особенно плотно лежащих клеток — слой II. В глубине находится более светлая полоска, которую можно рассматривать как подслой V², а темная полоса, лежащая между слоями II—V³, соответствует слоям III, IV и V¹.

У новорожденного (рис. 106, б) ширина коры равна 1,9 мм, верхние слои несколько шире нижних.

Слой I широкий, клеток несколько больше на границе со слоем II. Слой II узкий, состоит из плотно лежащих клеток, мелких зернистых и пирамидных, довольно ясно отделяется от слоя III. В слое III клетки лежат менее плотно, имеется радиальная исчерченность. Разделение слоя на подслои нечетко. В нижних отделах слоя III между пирамидными клетками имеются мелкие зернистые, которые, сгущаясь, образуют слой IV. Слой V делится на подслои — подслой V¹, подслой V². Слой VI содержит большое количество мелких, разнообразной формы клеток. Радиальная исчерченность в нижних слоях уже выражена. При переходе в слой VII количество клеток и их размеры уменьшаются.

В возрасте 14 дней после рождения кора лучше дифференцирована, и ее клетки уже не имеют эмбрионального характера.

В возрасте 1 года кора широкая — 2,27 мм (рис. 106, в). В слоях III и V имеются выраженные пирамидные клетки, размеры их неодинаковы, что позволяет слои III и V разделить на подслои. Слои II и IV выражены хорошо. Постепенный переход в белое вещество.

В возрасте 7 лет кора широкая — 2,5 мм, богата клетками, особенно в нижних слоях. Хорошо выражена радиальная исчерченность почти во всех слоях, кроме слоя VII. Размеры клеток средней величины; в слоях III и V величина клеток неодинакова на протяжении ширины слоя, что позволяет разделить слои на подслои. Слои II и IV нерезко выражены. Постепенный переход в белое вещество (рис. 106, г).

Поле 32 является переходным полем лобной области к лимбической. Оно делится на 4 подполя: 32/8, 32/9, 32/10, 32/12. Основное строение оно заимствует от полей лобной области, с которыми непосредственно граничит (поля 8, 9, 10 и 12), отличаясь от них одним из характерных признаков лимбической области — густоклеточностью слоя V. Подполя поля 32 развиваются одновременно с основными полями, с которыми они граничат, и уже в первые месяцы после рождения имеют характерное строение. Медленнее других развивается подполе 32/10.

Обобщая полученные по возрастам данные, можно выявить следующие особенности развития коры лобной области.

В пренатальном периоде происходят изменения в слоях коры. В слое I по периферии находится темный подслой, так называемый шаперовский слой, который после рождения исчезает. Величина клеток колеблется от 4 до 6 мк, количество их незначительно. Слой II имеет вид темной полосы и до рождения остается наиболее темным из всех слоев; в последние недели внутриутробной жизни начинается разрежение в глубоких его слоях. Граница со слоем I ясная, но неровная, менее ясна граница со слоем III. Клетки слоя II имеют округлую форму величиной 4—6 мк. В слое III с момента стратификации коры происходит разрежение клеток и он начинает выделяться в виде более светлой полосы между слоями II и IV. Клетки слоя III в этом возрасте одинаковы по величине, так что разделение его на подслои еще невозможно. Нижние отделы слоя III богаче клетками. Радиальная исчерченность слоя III хорошо выражена. Слой IV богат клетками, ясно выделяется между двумя более светлыми слоями III и V. Слой V наиболее

светлый слой, разрежение клеток в нем начинается еще до момента стратификации, а затем идет более быстрым темпом. По количеству клеток слой V делится на два подслоя — поверхностный и глубокий. Форма клеток сначала округлая, а затем угловатая. Слой VI ясно выявляется уже с самого начала стратификации. Этот слой образует темную полосу, подобно слою IV, и вместе с ним и слоем II принимает участие в образовании горизонтальной исчерченности коры. В процессе развития слой VI постепенно разрежается и отстает по плотности от слоя IV. По направлению и глубине количество клеток в нем уменьшается и он переходит в слой VII. Форма клеток во всех слоях округлая, реже вытянутая. Граница с белым веществом нерезкая, вследствие наличия миграции клеток в белом веществе. Радиальная исчерченность хорошо выражена во всех слоях.

В постнатальном периоде изменения в слоях продолжаются, но выражены слабее, чем в пренатальном периоде. В этот период происходит главным образом дифференцировка клеток.

Слой I варьирует по ширине, беден клетками, полиморфными по форме, много округлых; величина клеток мало изменяется с возрастом. В слое II с ростом коры клетки располагаются менее компактно, в первый год жизни имеют округлую форму, затем появляются пирамидные клетки, с возрастом незначительно увеличиваются. Слой III в первые месяцы жизни также богат клетками, затем с расширением коры разрежается; в ранних стадиях развития слой III не делится на подслоя, так как все его клетки имеют почти равную величину. С возрастом величина клеток становится неравномерной, наибольших размеров они достигают в слое III³. При рождении клетки полиморфны, есть клетки незрелые, эмбриональные. Созревание или пирамидизация клеток происходит постепенно и в различное время для разных полей; наиболее поздно дифференцируются клетки в филогенетически новых полях (44, 45, 46, 10). К 7-летнему возрасту уже почти все клетки дифференцированы, но продолжают увеличиваться в размерах.

Слой IV в ранних стадиях постнатального развития богат клетками, затем постепенно становится менее компактным. Клетки имеют сначала круглую форму, размеры — 4—6 мк; с возрастом в нем начинают появляться постепенно пирамидные клетки величиной 11×5—12×6 мк. Слой V в первые месяцы после рождения образован клетками, мало дифференцированными, одинаковыми по величине и расположенными равномерно по слою; затем нижние его отделы становятся беднее клетками, и к 7-летнему возрасту в нем образуется характерная полоса просветления. Слой VI в первые месяцы после рождения образован большим количеством клеток, вытянутых, однородных по величине — 10×4—12×5 мк, радиальная исчерченность в нем сначала слабо выражена; с возрастом количество клеток постепенно уменьшается, благодаря чему лучше выявляется радиальная исчерченность. Размеры клеток увеличиваются с возрастом до 20×11—25×13 мк. Границы с белым веществом не особенно ясны в ранних возрастах, с 2-летнего возраста граница становится яснее.

Дифференцировка клеток начинается во внутриутробном периоде, но и при рождении большинство клеток сохраняет незрелый вид, немно-

гие из них имеют пирамидную форму: в разных полях и в разных слоях они находятся на различной степени пирамидизации. В полях филогенетически более старых пирамидизация клеток заканчивается в первые 2 года после рождения, тогда как в полях филогенетически более новых, как, например, в полях 10, 46, 45, 44, дифференцировка происходит в более поздних возрастах, так что и в семь лет некоторые из клеток еще находятся в стадии дифференцировки. Размеры клеток с возрастом увеличиваются, но неодинаково в различных полях и слоях. В пренатальном периоде клетки слоев I—II—IV увеличиваются незначительно — с 4×4 до 6×4 мк, с 16×8 до 18×10 мк. Клетки слоя V развиваются быстрее других клеток коры и при рождении являются более крупными, чем во всех других слоях, достигая 20×11 мк. Клетки слоя VI более мелкие, при рождении равны 12×8 мк. После рождения рост клеток продолжается. В первые два года после рождения быстрее растут клетки слоя V, а после 2 лет клетки слоя III догоняют, потом перегоняют по размерам клетки слоя V. В некоторых полях (поля 44, 45) крупные клетки слоя III³ достигают своих окончательных размеров только у взрослого.

Ширина коры с возрастом увеличивается, в пренатальном онтогенезе рост коры идет более медленным темпом, чем в постнатальном. Темп роста ширины коры различен в разных полях. В пренатальном периоде более быстрым темпом развивается кора в полях, филогенетически более старых (8,9); так, кора поля 8 уже к возрасту 7 лунных месяцев увеличивается на 55% по сравнению с возрастом 6 лунных месяцев, и к моменту рождения ширина коры увеличивается на 60%. Кора других полей, филогенетически более новых, расширяется в эти же возрасты значительно медленнее. При этом в каждом поле имеется своеобразный рост ширины коры. Так, кора поля 10 увеличивается к возрасту 7½ лунных месяцев на 20%, затем идет очень медленный рост до 9 лунных месяцев, за этот период кора увеличивается только на 5%, новое увеличение наблюдается к моменту рождения — увеличение ширины коры на 42%. Рост ширины коры поля 46 несколько напоминает развитие поля 10, ширина коры полей 44 и 45 увеличивается вначале медленно и постепенно, а к моменту рождения увеличивается на 37—40% (см. рис. 107).

В первое время после рождения очень быстро растет ширина коры поля 10. К 2-летнему возрасту она увеличивается на 45%, к возрасту взрослого увеличение ширины коры достигает 55%. Рост ширины коры в полях 44 и 46 имеет некоторое сходство: ширина коры в обоих этих полях увеличивается довольно интенсивно (40—45%) к возрасту 1 года, затем без изменения остается до возраста 3½ лет, после чего опять начинается постепенное увеличение до 7-летнего возраста и дальше, ширина этих полей увеличивается на 64—73%. Очень своеобразный рост ширины коры имеет поле 45 — первые месяцы после рождения ширина коры растет очень медленно и к 6 месяцам жизни увеличивается всего на 10%, затем наблюдается быстрый подъем к возрасту 1 года на 20%, сменяющийся более медленным до возраста 3½ лет, после чего опять наблюдается значительный рост к 7-летнему возрасту (60%). В общем кора этого поля с момента рождения до взрослого состояния

увеличивается на 95%. Ширина коры поля 8 также увеличивается: к 2-му месяцу после рождения ширина коры увеличивается на 15% по сравнению с новорожденным; к 2 годам — на 30%, к 7 годам — еще на 60%, после этого возраста увеличения ширины коры не наблюдается (рис. 107).

Слои коры лобной области не только отличаются друг от друга по строению, но и по темпам развития. Если проследить развитие каждого слоя в отдельности, то можно отметить, что ширина коры в процессе онтогенеза зависит главным образом от ширины слоя III. Очень раннее развитие слоя III в полях, филогенетически новых, может быть объяснено онто-филогенетическим сдвигом — более сложные функциональные образования имеют более длительный период развития, они начинают развиваться рано и заканчивают свое развитие в более поздних возрастах, чем образования менее сложные. Этот сдвиг отмечается в развитии закладки лобной области в раннем онтогенезе.

В процессе развития границы между полями лобной области проходят большей частью в бороздах и лишь для некоторых полей эти границы проходят по поверхности. В ранних возрастах границы между полями ясные, но иногда можно видеть между ними переходные зоны, в которых имеется смешение особенностей структуры обоих полей. Переходных зон между полями не наблюдается, если граница между ними проходит на дне борозды. Не ясны они в тех случаях, когда граница находится на стенке борозд. Переходные зоны хорошо выражены у новорожденного или даже в последние месяцы пренатального периода. С возрастом пограничные зоны постепенно увеличиваются и приобретают индивидуальные особенности в строении. Переходные зоны имеют смешанный характер, не везде одинаково хорошо развиты. Наличие индивидуальных особенностей в строении пограничных зон позволяет рассматривать их как какие-то новые формации, еще не вполне определившиеся. Наличие пограничных зон наблюдается не между всеми полями, преимущественно они имеются между полями, филогенетически более новыми. Эта сложность в соотношении между полями указывает на сложность их функционального взаимодействия, а также на то, что дифференцировка в строении лобной области еще продолжается.

Некоторые из полей лобной области связаны с определенными бороздами и извилинами, так что по форме извилин, по расположению борозд можно судить о форме и распространении данных полей. К таким полям относятся поля 44, 45, 11, 12, 32. Другие же поля не имеют такой прямой связи с определенными бороздами (рис. 108).

В передних отделах лобной области (лобный полюс) на всех трех ее поверхностях располагается поле 10; наибольшую площадь оно занимает на нижней поверхности, где граничит с полем 47; на наружной поверхности оно граничит с полем 9, довольно часто с полем 46 и иногда (редко) с полем 45; на внутренней поверхности, кроме поля 9, оно граничит с полем 32/10. Поле 9 лежит на наружной и внутренней поверхностях; в виде широкой полосы оно идет сверху вниз, доходя на наружной поверхности до нижней лобной борозды, а на внутренней — до мозолисто-краевой борозды или ее дубликата. По своему строению поле 9 разделяется на 2 подполя — крупноклеточное и мелко-

клеточное. Крупной лобной области, а именно среднюю лобную с полем 8, снизу полем 44, а на внутренней поверхности, включает его или с его от полей 10 и вити поля 9 поле граничит с полем поверхностях пол между полями 6 и полем 44 (рис. 108). 44 и 45 связано с жит между нижн сильвиевой борозды с полями полем 9, а кпереди двумя ветвями си Помимо поля 44, с соприкасаться та образом задние о стве случаев его п розда; только од борозды кпереди а кнутри — с пол ренней и на ниж борозды. На обе точной корой, а с полем 12, а н лоски лежит на полем 11, сзади о жит между перед ной области. Увеличение п тальном периоде лобной области в ле взрослого. Поверх размеров: слева — лобной области м лей После рожден ными темпами, ос Следующее дово области отмечае медленное до вел чина поверхности

клеточное. Крупноклеточное поле занимает более верхние отделы лобной области, а именно верхнюю лобную извилину, а мелкоклеточное — среднюю лобную извилину. Спереди поле 9 граничит с полем 10, сзади с полем 8, снизу на наружной поверхности с полем 45, иногда с полем 44, а на внутренней — с полем 32/9. Поле 46 лежит на наружной поверхности, вклиниваясь в мелкоклеточную часть поля 9, которая окружает его или со всех сторон, или только в виде подковы, отделяя его от полей 10 и 45; при усиленном развитии поля 46 или слабом развитии поля 9 поле 46 может соприкасаться с полями 10 и 45; внизу оно граничит с полем 47. Поле 8 также лежит на внутренней и на наружной поверхностях полушария; в виде тонкой полосы оно располагается между полями 6 и 9; на наружной поверхности снизу оно граничит с полем 44 (рис. 108), а на внутренней — с полем 32/8. Положение полей 44 и 45 связано с передними ветвями сильвиевой борозды. Поле 44 лежит между нижней прецентральной бороздой и восходящей ветвью сильвиевой борозды, сзади граничит с полем 6, в глубине сильвиевой борозды с полями островка, сверху с полем 8 и довольно часто с полем 9, а кпереди переходит в поле 45. Поле 45 располагается между двумя ветвями сильвиевой борозды — восходящей и горизонтальной. Помимо поля 44, оно, как правило, граничит с полями 9 и 47, но может соприкасаться также с полями 10 и 46. Поле 47 занимает главным образом задние отделы нижней поверхности лобной доли; в большинстве случаев его передней границей служит поперечная орбитальная борозда; только одно наружное подполе (47³) выходит за пределы этой борозды кпереди и кнаружи. Кпереди поле 47 граничит с полем 10, а кнутри — с полем 11. Поле 11 в виде тонкой полосы лежит на внутренней и на нижней поверхностях по обе стороны от обонятельной борозды. На обеих поверхностях сзади оно соприкасается с междуточной корой, а спереди с полем 10, кроме того, на внутренней — с полем 12, а на нижней — с полем 47. Поле 12 в виде узкой полосы лежит на внутренней поверхности, параллельно и над полем 11, сзади оно граничит также с междуточной корой, спереди — с полем 10 и сверху — с полем 32—32/12. Поле 32 в виде подковы лежит между передней лимбической областью и полями 8, 9, 10, 12 лобной области.

Увеличение поверхности лобной области начинается еще в пренатальном периоде (см. рис. 108). В 6 лунных месяцев поверхность лобной области в левом полушарии равна 922 мм², что составляет 33% лобной области мозга новорожденного и 4,8% лобной области мозга взрослого. Поверхность лобной области у новорожденного достигает размеров: слева — 2772 мм² и справа — 2630 мм², что составляет 13,3% лобной области мозга взрослого слева и 12,7% справа.

После рождения увеличение поверхностей лобной области и ее полей происходит неравномерно, а идет в различные возрастные периоды. Следующее довольно значительное увеличение поверхности лобной области отмечается в мозгу ребенка в возрасте 2 лет, а затем более медленное до величины поверхности лобной области у взрослого. Величина поверхности лобной области возрастает с 6 лунных месяцев до

стадии новорожденного — 2,9—3 раза, а от новорожденного до мозга взрослого — в 2,4—3,4 раза.

Увеличение поверхности полей лобной области также происходит в различные сроки с различными темпами. Поля, филогенетически более старые, достигают быстрее окончательного развития, чем поля, филогенетически новые (развиваются медленнее), и заканчивают свое развитие в более поздние возрасты. В некоторых полях особенно увеличивается поверхность к 2-летнему возрасту. В некоторых полях увеличение поверхности заканчивается в возрасте 7—12 лет.

Сравнительное изучение развития лобной области и ее полей в различных полушариях одного и того же мозга показывает, что в каждом полушарии увеличение поверхности полей идет вполне своеобразно. Преобладания лобной области одного полушария над другим не имеется, равно как и в величине полей — некоторые поля больше в одном полушарии, другие в другом.

В процессе эволюции в отряде приматов постепенно происходит дифференцировка полей лобной области. У низшей обезьяны, игрунки, кора лобной области делится на поля, но их трудно отграничить одно от другого. У мартышкообразных обезьян дифференцировка полей становится более ясной. У высших обезьян резче выступают особенности каждого поля. У игрунки с трудом можно выделить поля 8, 9, 11, 12, 47 и 32; у мартышкообразных прибавляется поле 10, у гамадрила — поле 46, у гиббона, орангутанга и шимпанзе появляются поля 44 и 45, так что имеются все 10 полей лобной области, свойственные взрослому человеку. Ширина коры лобной области от игрунки к высшим обезьянам, особенно к человеку, постепенно увеличивается. Рост ширины коры у низших обезьян зависит от роста различных слоев, тогда как у антропоморфных и особенно у человека ширина коры увеличивается параллельно росту слоя III. Ширина слоя V меняется в небольших пределах. Слои II и IV лучше развиты у человека.

В процессе эволюции параллельно развитию ширины коры увеличиваются в размере и дифференцируются клеточные элементы. У игрунки клетки очень мелкие, форма клеток неправильная, пирамидных клеток нет. У более высоко стоящих обезьян клетки увеличиваются и достигают довольно больших размеров (особенно в полях 44—45).

Развитие лобной области от низших приматов к высшим сказывается в увеличении как самой лобной области, так и ее полей. Очень показательна разница в отношении величины поверхности лобной области к величине всей поверхности полушария. Лобная область игрунки составляет 9,3% всей поверхности полушария, у высших обезьян (шимпанзе) — 13%, и у человека — 25%.

Относительная величина поверхности полей 10, 44, 45, 46 увеличивается от игрунки к человеку. Так, поверхность поля 10 у игрунки составляет 9,6% поверхности лобной области, у шимпанзе — 14,3%, и у человека — 22%, тогда как относительная величина поверхности полей 8, 47, 11 уменьшается от игрунки к человеку: так, поверхность поля 8 у игрунки составляет 18% всей поверхности лобной области, у шимпанзе — 15%, а у человека — 8%. Относительная величина поверхности поля 9 остается стойкой — 20%.

Сравнивая строение мозга обезьян со строением мозга человека, можно видеть, как постепенно усложняется и совершенствуется строение мозга в ряду приматов, но достигает он своего совершенства только у человека.

Все вышеприведенные данные указывают, что лобная область не может быть «немой», она обладает функциональной многозначностью и большим отношением к специфическим человеческим функциям. Особое значение придает лобной области наличие в ней двух полей, как уже было сказано (полей 44 и 45), имеющих отношение к речедвигательному анализатору. Они являются тем отделом коры лобной области, которая имеет особое значение в осуществлении речи, при его поражении возникает расстройство речи — афазия. Оба эти поля находятся в области нижней лобной извилины — в оперкулярной и триангулярной ее частях.

Поля 44 и 45 очень сходны по строению и развитию, но имеют и особенности. В поле 45 дифференцировка начинается и заканчивается в более позднем возрасте, чем в поле 44. Развитие коры в поле 44 идет более равномерно. Созревание коры поля 44 продолжается и после 7-летнего возраста. В поле 45 в пренатальном периоде рост ширины коры идет более медленным темпом, в постнатальном периоде — быстрее.

При сопоставлении развития полей 44 и 45 и развития речи у ребенка можно предположить, что в связи с развитием речи у ребенка развиваются и поля 44 и 45. Возраст в жизни ребенка от 2 до 3 лет, по мнению Н. И. Красногорского (1958), является периодом бурного развития речевой аналитико-синтетической деятельности, периодом организации словарных цепей. Слова и их соединения сохраняются в коре мозга ребенка в виде прочных речевых стереотипов. В последующие годы словарный фонд обогащается, усваивается правильность построения фразы, речь ребенка превращается в речь взрослого. В это время происходит дальнейшее развитие полей 44 и 45.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных, полученных при изучении пре- и постнатального онтогенеза человека, позволяет лучше понять функциональное значение лобной области. В возрасте 6 лунных месяцев появляются первые признаки борозд — небольшие вдавления. Не все борозды лобной области развиваются одновременно, некоторые достигают известной глубины, тогда как другие едва намечаются. В конце пренатального периода появляются третичные борозды. К моменту рождения имеются уже все борозды, и в постнатальном онтогенезе происходит дальнейшее усложнение их внутреннего строения: на стенках и на дне борозды появляются глубинные извилины; извилины становятся более широкими и выпуклыми. С появлением борозд и до момента рождения величина поверхности коры, расположенной в бороздах, увеличивается до 50%, у взрослого — до 65—66%. По отдельным полям она сильно колеблется в зависимости от расположения поля. Так, например, величина поверхности коры, расположенная в борозде, в поле 44 достигает 72—78%, в поле

10—69—70%, в полях 11—12—52—54%. В лобной области в целом — 65—66% коры расположено в бороздах.

В возрасте 5 лунных месяцев кора разделяется на ряд цитоархитектонических участков, отличающихся друг от друга по строению, но не имеющих еще характерных особенностей полей лобной области. Основные признаки полей начинают выявляться только с момента разделения коры на слои. Эти признаки делают возможным разделение лобной области на поля. В дальнейшем развитии происходит усложнение специфических черт каждого поля, благодаря чему дифференцировка между полями становится еще более четкой и ясной. Но не все поля лобной области дифференцируются одновременно. Филогенетически новые поля 44 и 45, «специфически человеческие», имеющие преимущественно отношение к речедвигательному анализатору, дифференцируются на более поздних этапах развития, и их дифференцировка продолжается и после 7 лет.

В начале дифференцировки коры и в дальнейшем развитии ее ширина различна для отдельных полей и зависит главным образом от развития слоя III, ширина которого неодинакова в разных полях: ■ полях 8 и 9 ширина коры несколько меньше, чем в полях 10, 44, 45, 46. Дифференцировка клеточных элементов начинается еще во внутриутробной жизни, но и к моменту рождения они не достигают полной зрелости. Созревание клеток происходит неодновременно в различных полях и слоях.

При сравнении лобной области в обоих полушариях можно отметить наличие асимметрии как в макроскопическом, так и ■ микроскопическом строении. Лобная область отличается в обоих полушариях и по величине своей поверхности.

В процессе развития лобной области, благодаря постепенному созреванию новых полей, включающихся в общую систему и своим появлением перестраивающих создавшиеся отношения между ранее развившимися полями, процессы психической деятельности ребенка становятся богаче, разнообразнее и сложнее. Возраст 7 лет можно считать критическим возрастом в развитии ребенка, многие поля лобной области достигают в это время своего максимального развития, а другие — большого подъема в развитии.

Экспериментальное время ясно в системе корковых связей, зависимость между борозды, вкл. вых расстройств, сулярную область ной системы (Де Монаков, 1914; 1927).

Успехи физиологии расширяют возможности расширения мозга, в том ным, в связи с борозды. Результаты исследований островка к Гоффман и Расмуссен — Penfield а. 1955; Фронтера —

Клиническими путями между лобными и височными частями коры (ключевидный и островка к этим связям).

Весьма скудные данные (claustrum), в котором пучки отростков коры островка, связывающие с красным ядром, между оградой и 1932; Меттер — М.

из под ред. С. А. Саркис

Глава X

ИНСУЛЯРНАЯ ОБЛАСТЬ

Экспериментальная физиология и клиника не дают еще до настоящего времени ясных представлений о месте инсулярной области в системе корковых концов анализаторов. Клинический опыт указывает на зависимость между анатомическими поражениями в области сильвиевой борозды, включая островок, и многообразными симптомами речевых расстройств, различных форм афазии, что позволяет связывать инсулярную область с функциональными механизмами второй сигнальной системы (Дежерин — Dejerine, 1901; М. И. Аствацатуров, 1908; Монаков, 1914; Геншен — Henschen, 1920; Гольдштейн — Goldstein, 1927).

Успехи физиологии и нейрохирургии за последние годы дали возможность расширить экспериментальные исследования разных областей мозга, в том числе и островка, который ранее считался недоступным, в связи с его скрытым положением в глубине сильвиевой борозды. Результаты новейших физиологических и клиникофизиологических исследований методом электрораздражений выявили тесное отношение островка к висцеромоторным функциям (Каада — Kaada, 1951; Гоффман и Расмуссен — Hoffman и Rasmussen, 1953; Пенфилд и Джаспер — Penfield и Jasper, 1954; Пенфилд и Фолк — Penfield и Faulk, 1955; Фронтера — Frontera, 1956).

Клиническими фактами установлено важное значение проводящих путей между лобной и височной долями, которые, по-видимому, связывают корковые зоны речедвигательного и речеслухового анализаторов (крючковидный и дугообразный пучки). Топическая близость коры островка к этим системам дает основание предполагать анатомические связи между ними.

Весьма скудны данные об афферентных и эфферентных связях ограда (claustrum), сопровождающей кору островка почти на всем его протяжении. Наличие корковых волокон и волокон ограды в крючковидном пучке отмечалось отдельными авторами, так же как и наличие связей коры островка через ограду с наружной сумкой. Описаны волокна, связывающие ограду со слуховой радиацией, кору островка с красным ядром, прямые и обратные связи, афференты и эфференты между оградой и скорлупой (Л. В. Блюменау, 1925; Поляк — Poljak, 1932; Метлер — Mettler, 1935; Ре — Rae, 1954; Берке — Berke, 1960).

Представляют интерес новейшие сведения о ходе миелинизации в области островка. По данным Декабана (1959), даже в 2 года жизни процесс миелинизации белого вещества, прилежащего к коре островка, еще не закончен, сходно с тем, как это имеет место в области лобного полюса. Поскольку поздняя миелинизация характеризует отделы полушария, имеющие особое значение для высшей нервной деятельности человека, результаты исследования Декабана существенно важны при оценке функциональной роли инсулярной области в общей системе анализаторов человека.

В процессе филогенеза отмечается прогрессивное развитие островка, причем наиболее сложную морфологическую дифференцировку обнаруживает островок у приматов, особенно у человека (Розе — Rose, 1929). Ландау (Landau, 1919) подчеркивал, что увеличение и оперкуляризация островка в филогенезе сопровождаются редукцией обонятельных, что свидетельствует о возрастающем значении в эволюции данного участка полушария для функций более высокого уровня.

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

Описание особенностей формирования островка в онтогенезе человека имеется в ряде работ (Ретциус — Retzius, 1896; Н. П. Нелидов, 1911; А. А. Дешин, 1934; Я. А. Рахимов, 1949, и др.).

Наиболее рано, как известно, в центральной части наружной поверхности полушария появляется закладка сильвиевой борозды, в 3 лунных месяца (рис. 109, а). Поднятие дна сильвиевой ямки отмечается с 6-го лунного месяца, а с 7-го лунного месяца островок начинает принимать выпуклую горбообразную форму. Появление циркулярных борозд, окружающих островок, намного опережает закладку собственных борозд островка. В возрасте 7 лунных месяцев обнаруживаются закладки основных собственных борозд островка — центральной и постцентральной. Короткие борозды островка в 8 лунных месяцев едва намечены, и их развитие, как и дальнейшее усложнение поверхностного рельефа борозд островка (появление вторичных борозд), происходит в течение последних месяцев внутриутробной жизни.

С 5 лунных месяцев (рис. 109, б) в связи с неравномерным ростом и развитием различных отделов полушария начинается формирование теменной и височной покрышек, нависающих в виде валиков над открытым островком. С 6-го лунного месяца задние края теменной и височной покрышек смыкаются и задний отдел островка полностью исчезает с наружной поверхности полушария (рис. 109, в). Лобная покрышка формируется позднее, и валикообразное поднятие переднего края сильвиевой ямки на 6-м лунном месяце только намечается. На 7-м лунном месяце уже образован поверхностный рельеф сильвиевой борозды, благодаря смыканию задних отделов теменной и височной покрышек. Передняя горизонтальная ветвь сильвиевой борозды в связи с поздним формированием лобной покрышки и особенно ее орбитальной части образуется в конце 8-го лунного месяца. Передняя восходящая ветвь сильвиевой борозды появляется как самостоятельная борозда к 8-му лунному месяцу.

В процессе дальнейшего развития постепенно сближаются передние отделы покрышек, что приводит к погружению островка вглубь — его оперкуляризации. У новорожденного островок еще различим в глубокой узкой щели между передневерхним краем височного полюса и орбитальной частью лобной покрышки (рис. 109, г). Полная оперкуляризация островка заканчивается на протяжении первых месяцев после рождения. Островок топически связан с оградой, в свою очередь тесно связанной с подкорковыми образованиями, со скорлупой (*putamen*), рано появляющимися, рано созревающими и сохраняющими относительное постоянство расположения в процессе развития. От ускоренного развития частей полушария, окружающих островок, и относительно медленного, по сравнению с этим, развития островка зависит неравномерность роста и развития различных отделов полушария в области сильвиевой ямки, что, возможно, является одним из факторов, обуславливающих формирование покрышек, загиба полушария и особую интенсивность роста и продвижения вперед височного полюса.

На 5-м лунном месяце наружная обонятельная извилина, *g. olfactorius lateralis*, располагается в области задненижнего отдела сильвиевой ямки на наружной поверхности полушария. К 6 лунным месяцам обонятельная извилина оказывается смещенной островком на базальную поверхность полушария. На основании изменения соотношений между островком и наружной обонятельной извилиной в течение 5-го лунного месяца можно полагать, что в этом периоде происходит формирование загиба полушария в вентральном направлении. Расположение обонятельной извилины на наружной поверхности полушария, отмечаемое на ранних стадиях онтогенеза, является рекапитуляцией признака, существующего на ранних этапах филогенеза (сумчатые, грызуны). Рекапитуляцией является и ход оперкуляризации островка, поскольку в онтогенезе, как и в сравнительно-анатомическом ряду, оперкуляризация идет сзади наперед.

Заслуживают внимания соотношения между островком и височным полюсом. Если на 5-м лунном месяце на уровне височного полюса располагается задний отдел островка, то в конце 6-го лунного месяца на уровне височного полюса оказывается передний отдел островка. По изменению соотношений между височным полюсом и островком можно полагать, что рост и продвижение вперед височного полюса происходят особенно усиленным темпом в течение 5—6 лунных месяцев. Относительное расположение и длина инсулярной области в процессе развития существенным изменениям не подвергаются.

Особенности формирования борозд и извилин островка в онтогенезе человека согласуются с данными о их развитии в отряде приматов. Позднему обособлению собственных извилин островка и позднему формированию его борозд в онтогенезе человека — 8 лунных месяцев — соответствует позднее их появление в ряду приматов.

Характерные отличия морфологической дифференцировки этой корковой территории в онто- и филогенезе являются важной предпосылкой для того, чтобы с большой осторожностью отнестись к констатации о значении инсулярной области только для висцеральных

функций. Сложные преобразования макроскопических признаков в пределах островка на поздних стадиях пренатальной жизни и в первые месяцы после рождения, наряду с особенностями развития этой корковой территории на позднейшей фазе эволюции от обезьян к человеку, стоят в резком противоречии с утверждением некоторых исследователей (Пенфилд, Джаспер, и др.) о значении островка только для наиболее элементарных висцеромоторных функций и хорошо совпадают с оценкой клиницистов о важной роли инсулярной области для высшей нервной деятельности человека.

ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА

На основании изучения нами инсулярной области у взрослого человека в соответствии с данными Бродмана (1909) были выделены в пределах новой коры инсулярной области 2 цитоархитектонические поля: переднее — поле 14 и заднее — поле 13. Поле 13 занимает задние центральные извилины островка и небольшой участок верхнего отдела передней центральной извилины островка. Поле 14 выстилает переднюю центральную извилину островка и его короткие извилины. В межуточной коре, перипалеокортикальной зоне, занимающей поперечную извилину островка, в соответствии с данными И. Н. Филимонова (1938) выделен ряд полей, осуществляющих ступенчатый переход от новой к древней коре.

В литературе имеется мало исследований, касающихся цитоархитектоники коры инсулярной области в процессе индивидуального развития у человека (Маринеско и Гольдштейн — Marinesco и Goldstein, 1925; Розе — Rose, 1928; Конел — Conel, 1939—1963).

На всех исследованных нами стадиях онтогенеза обнаружены структуры инсулярной области как новой, так и межуточной коры, причем топическая связь коры инсулярной области с оградой остается постоянным признаком, характеризующим данную корковую территорию. В процессе онтогенеза, как и у взрослого, связь с оградой, однако, не может служить критерием для определения границ инсулярных полей со смежными корковыми областями, поскольку имеются участки инсулярной коры, где ограда отсутствует и, наоборот, имеются участки древней коры (препириформная область), тесно связанные с оградой.

В 5 лунных месяцев новая кора инсулярной области (поле 13, рис. 110, а и поле 14, рис. 112, а) представлена закладкой с почти недифференцированным поперечником коры. На этом этапе в перипалеокортикальной зоне выявляются уже основные цитоархитектонические признаки полей, входящих в ее состав (см. гл. XII). Таким образом, ход формирования структур перипалеокортикальной зоны опережает развитие структур новой коры инсулярной области.

Поле 13. В 6 лунных месяцев в поперечнике коры поля 13 (рис. 110, б) выявляется деление на слои, в виде чередующихся более светлых полос в области слоев III и V и более темных — в области слоев II и IV. Отмечается некоторая радиальность в расположении клеточных элементов. Ширина коры поля 13 составляет 1,15 мм.

В последующих стадиях отмечается более отчетливая стратификация. В 8 лунных месяцев (рис. 110, в) в слое III обнаруживается некоторое просветление в нижнем отделе, где встречаются отдельные более крупные пирамидоформные клетки до 6×6 мк величиной. В верхней части слоя V встречаются отдельные крупные клетки пирамидной формы до $8-10 \times 8$ мк. Радиальная исчерченность в основном выражена в слоях III и V. Ширина коры в этом возрасте — 1,4 мм.

У новорожденного (рис. 110, г) ширина коры поля 13 составляет 1,6 мм. Слой II становится несколько менее компактным в сравнении с пренатальными возрастами.

Слой III делится на 3 подслоя. В нижней части слоя III встречаются более крупные пирамидные клетки ($12-16 \times 12$ мк). В нижней более светлой части слоя V крупные пирамидной формы клетки достигают размеров 20×12 мк.

На протяжении 1-го года жизни наблюдается постепенное разрежение всего поперечника коры. Ширина коры поля 13 — 2,3 мм (рис. 111, а). Размеры клеток-зерен и мелких пирамид равны 8×8 мк. Слой III делится на подслоя. В подслое III³ имеются в большом числе пирамидные клетки до 24×16 мк величиной. Клетки слоя III уступают в величине клеткам слоя V, где отдельные элементы достигают размеров 30×16 мк. Клеточные столбики вытягиваются радиально, сообщая радиальную исчерченность всему поперечнику коры. Слой V широк, в нем намечено деление на два подслоя.

В возрасте 2 лет (рис. 111, б) ширина коры — 2,4 мм. Все клетки слоя III пирамидизированы, по размерам они сходны с клетками слоя V. Слой III представлен стройными пирамидами, несколько увеличивающимися по направлению книзу. Отмечается значительный рост ширины этого слоя. В слое V имеется отчетливое деление на два подслоя: V¹ — более крупно- и густоклеточный и V² — более светлый.

В возрасте 7 лет ширина коры поля 13 достигает 3 мм (рис. 111, в) и мало уступает ширине коры взрослого. Весь поперечник коры представляется довольно густоклеточным с ясной горизонтальной слоистостью, отчетливыми зернистыми слоями II и IV, хорошо выраженным радиальным расположением клеточных колонок, особенно в слое III. В подслое III³ размеры пирамид достигают 30×16 мк. Слой IV четко вырисовывается на общем фоне коры, принимает участие в радиальной исчерченности, чем напоминает структуры нижней теменной, а еще более височной области. Клетки-зерна слоя IV имеют величину $8-10 \times 8$ мк. Слой V, как и у взрослого, отчетливо делится на 2 подслоя. Крупные элементы в слое V (V¹) по величине уступают размерам клеток слоя III. Таким образом, если в возрасте до 1 года клетки слоя V превосходили по величине клетки слоя III, а в возрасте 2 лет имели сходные размеры, то у 7-летнего ребенка, как и у взрослого, клетки слоя III превосходят величину наиболее крупных элементов слоя V. В процессе развития по абсолютным цифрам ширина слоев VI—VII увеличивается почти в $2\frac{1}{2}$ раза, причем отмечается значительное увеличение ширины этих слоев и по отношению ко всей ширине коры. Форма клеток по преимуществу веретенообразная, размеры их — $12-16 \times 10$ мк.

Уже у новорожденного ребенка отмечаются известные различия структуры поля 13 по обе стороны постцентральной борозды островка, которые в дальнейшем становятся все более отчетливыми и позволяют на протяжении постнатального развития достаточно уверенно выделять подполя поля 13, наиболее четко выраженные у взрослого человека. В поле 13 нами выделено два подполя — верхнее (13 s) и нижнее (13 i).

Поле 14. Соответственно номенклатуре, предложенной Бродманом (1909), передний отдел инсулярной области обозначается нами как поле 14. Однако в отличие от этого автора, который трактовал данную формацию как агранулярную, слой IV выявлен нами не только на всех исследованных этапах онтогенеза, но и на стадии взрослого.

Закладка будущего поля 14 в области переднего отдела сильвиевой ямки в 5 лунных месяцев (рис. 112, а) характеризуется своеобразной структурой корковой пластинки, выражающейся в поперечной волнистости, сближающей строение, закладки поля 14 с закладкой коры лобной области. Книзу от нижней границы корковой пластинки в глубине межуточного слоя ближе к подкорковым образованиям, чем к коре, располагается широкий тяж рыхло лежащих клеток ограда, сходно с тем, как это имеет место в поле 13 инсулярной области.

В 6 лунных месяцев (рис. 112, б) намечается стратификация коры поля 14. Под широким слоем I располагается плотная интенсивно окрашенная полоса слоя II. В средней части поперечника коры выявляется слабое просветление — будущий слой III. Слой IV выделяется слабо. Наиболее светел поперечник коры в месте будущего слоя V, где еще можно видеть следы волнистости ранних стадий. Ширина коры — 1,2 мм.

В 8 лунных месяцев ширина коры поля 14 составляет 1,5 мм (рис. 112, в). Слой III более просветлен, особенно в нижней части, и отчетливо отграничивается от слоя IV. В слое IV клетки местами располагаются в виде поперечных полосок, особенно в нижней части (остатки волнистости). Обращает на себя внимание распределение клеток в верхней части слоя V; они как бы спаяны в широкие столбики, отчетливо выделяющиеся своей темной окраской и отделяющиеся друг от друга более или менее выраженными просветами. Ниже этих столбиков клетки располагаются радиально. В верхних частях слоя V обнаруживаются более крупные клетки размером до $8-10 \times 8$ мк, лежащие в основном вблизи границы со слоем IV.

У новорожденного (рис. 112, г) ширина коры поля 14 составляет 1,8 мм. Поперечник коры заметно разрежен по сравнению с более ранними возрастами; клетки во всех слоях коры более крупные. В слое I отмечается диффузное расположение клеток, как и в поле 13 в этом возрасте. Слой III по ширине не отличается от слоя III поля 13 в том же возрасте. Количество пирамидизированных элементов в слое III невелико, размеры крупных клеток в нижних отделах слоя — $12-16 \times 10 \times 12$ мк. Отчетливого разделения на подслои нет. Слой IV слабо выявляется в поперечнике коры, границы его со слоями III и V смазаны. Слой V широк и светел, в его верхней части содержатся крупные интенсивно окрашенные клетки размером до 16×12 мк. По

сравнению с полем 13 в этом возрасте в поле 14 отмечается большее количество крупных клеток, большая ступенчатость и сглаженность горизонтальной и радиальной исчерченности.

На протяжении 1-го года жизни отмечается дальнейший рост ширины коры, продолжающееся заметное разрыхление клеток, рост ширины отдельных слоев. Намечаются различия в строении поля 14 в его переднем, среднем и заднем отделах (подполя).

В возрасте 1 года (рис. 113, а) ширина коры — 2,6 мм. В сравнении со стадией новорожденного поперечник коры значительно разрежен, клеточные элементы более крупны по размерам. Отмечается четкое разделение слоя III на три подслоя и слоя V на два подслоя.

В 2 года жизни (рис. 113, б) ширина коры поля 14 составляет 2,7 мм. Слой II содержит в основном мелкие пирамидные клетки или клетки неправильной угловатой формы. Величина клеток этого слоя — 8×8 — 10×8 мк. В слое III размеры клеток в нижнем отделе — $24 \times 12 \times 16$ мк, в верхнем — 12 — 16×12 мк. Слой IV в сравнении со слоем II более широк и светел. Размеры круглых клеток слоя IV — 8×8 и 10×8 мк. В слое V отчетливо выделяются два подслоя. Подслоем V¹ содержит клетки до 24 — 30×16 мк, а в подслое V² клетки мельче и не отличаются по величине от клеток слоя VI.

В возрасте 7 лет (рис. 113, в) основные черты строения поля 14 соответствуют характерным особенностям коры мозга взрослого. Сюда относится в первую очередь сходство строения поля 14 со строением коры лобной области. Поле 14 от поля 13 в этом возрасте отличается отсутствием четкой радиальной исчерченности, большей величиной клеточных элементов во всех слоях коры и меньшей компактностью их расположения. Слои II и IV в поле 14 выражены значительно слабее, чем в поле 13, более узки, не имеют четкого отграничения от соседних слоев, содержат в основном не зернистые, а пирамидные клетки. В слое III по размеру клеток отчетливо выделяются три подслоя. Особо крупные клетки в слое III поля 14 отсутствуют, по своей форме это в основном стройные пирамиды. Слой IV представляется весьма узким. Клетки-зерна и пирамидные элементы лежат неравномерно, но все же образуют непрерывный слой, отделяющий слой III от слоя V, и прямого перехода клеток III в слой V нигде не наблюдается. Слой V более темн и крупноклеточен в верхнем отделе (подслоем V¹) и более светел в нижнем (подслоем V²). Отдельные крупные клетки в подслое V¹ достигают величины 40×24 мк, имеют частью пирамидную, частью грушевидную форму, ориентированы своим длинником к поверхности, весьма интенсивно окрашены. Слои VI—VII широки, чем в основном объясняется большая ширина нижнего этажа коры поля 14 в сравнении с полем 13.

В возрасте 7 лет, как и у взрослого, отчетливо выступают различия в строении поля 14 в его переднем, среднем и заднем участках, что дает возможность выделить в поле 14 три подполя: заднее (14 p) что дает возможность выделить в поле 14 три подполя: заднее (14 p) пограничное с полем 13, среднее (14 m) и переднее (14 a) пограничное с полями лобной области (44, 45, 47, 11). Ширина коры поля 14 в возрасте 7 лет составляет 3,0 мм и весьма близка к ширине коры взрослого (3,0—3,2 мм).

Сравнение хода развития полей 13 и 14 дает возможность установить различие в формировании этих структур. Закладка поля 14 отличается от закладки поля 13 своеобразным строением, выражающимся в поперечной волнистости, сближающей закладку поля 14 со структурами коры лобной области и связанной, очевидно, с особенностями расположения клеточных элементов и волокон. Следы волнистости видны еще и в 6 лунных месяцев в средней части поперечника коры поля 14. Начало дифференцировки поперечника коры (в форме разделения на слои) в поле 13 в 6 лунных месяцев уже отчетливо выражено, в то время как в поле 14 горизонтальная слоистость еще только намечается, четкое же разделение на слои происходит на 7-м лунном месяце. Эти различия в ходе дифференцировки поперечника коры дают основание полагать, что в поле 14 появление горизонтальной исчерченности несколько запаздывает по сравнению с полем 13, хотя и на относительно небольшой срок.

Следует отметить, что зернистые слои II и IV четко выделяются в полях 13 и 14 на протяжении всего онтогенеза, а также у взрослого, причем они более выражены в поле 13. Эти данные не соответствуют мнению Бродмана, видевшего кольцо агранулярных структур вокруг всего полушария, проходящее в области роландовой борозды через островок.

На протяжении всего процесса развития радиальная исчерченность в поле 14 выражена слабее, чем в поле 13. Более крупные клетки в обоих полях появляются в возрасте 8 лунных месяцев в верхней части слоя V. Эти клетки растут ускоренным темпом, и в поле 14 у новорожденного в верхней части слоя V встречаются клетки размером до 20×12 мк. В последние месяцы внутриутробной жизни и у новорожденного эти клетки являются наиболее крупными элементами в поперечнике коры. Таким образом, крупные клетки слоя V в полях 13 и 14 относятся к наиболее рано созревающим клеткам коры, так же как и в других областях новой коры. В поле 14 этих клеток больше, чем в поле 13. Разрежение клеток коры в обоих полях отмечается с 7 месяцев внутриутробной жизни и продолжается после рождения. По сравнению со структурой полей 13 и 14 к возрасту 7 лет и у взрослого кора новорожденного остается еще весьма густоклеточной в обоих полях. Ширина коры в поле 13 и в поле 14, начиная с первого появления стратификации и до рождения, увеличивается в $1\frac{1}{2}$ раза, а на протяжении развития от 6 лунных месяцев и до взрослого состояния — почти в 3 раза.

С процессом оперкуляризации островка связаны изменения топографии корковых структур инсулярной области, исчезающих со свободной поверхности полушария на протяжении последних месяцев перед рождением и первых месяцев после рождения ребенка.

К началу 5-го лунного месяца все структуры инсулярной области лежат открыто на поверхности полушария (рис. 114). В 5 лунных месяцев уже выявляются смещения корковых структур инсулярной области, в связи с возникшим процессом оперкуляризации островка. Со свободной поверхности полушария исчезают нижний участок поля 13, скрывающийся под ускоренно развивающейся височной покрывкой.

а также участок перипалеокортекса (задние отделы поля *ii*). Полностью исчезает с наружной поверхности полушария древняя кора (участок препириформной области), которая, благодаря сложным сдвигам в соотношениях полушария в целом, смещается на основание мозга, а ее место занимает структура перипалеокортекса, поле *ii*^o. На данной стадии развития уже около 20% коры инсулярной области погружено в сильвиеву борозду. В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 115) скрывается полностью поле 13, а поле 14 и перипалеокортикальная зона остаются еще частично не оперкуляризованными. На данном этапе 80% всей поверхности коры инсулярной области погружено в сильвиеву ямку. У новорожденного на наружной поверхности полушария в щели между несомкнувшимися покрывками еще виден небольшой участок поля 14, а на базальной поверхности — узкая полоса структур перипалеокортекса (рис. 116). К моменту рождения около 5% поверхности коры инсулярной области остается еще неоперкуляризованной. Полное погружение корковых структур инсулярной области завершается лишь в течение первых месяцев после рождения ребенка.

Ниже приведены схемы фронтальных срезов через полушарие в возрасте 6 лунных месяцев (рис. 117, а) и у новорожденного (рис. 117, б), на которых представлено расположение цитоархитектонических полей инсулярной области.

Величина поверхности коры всей инсулярной области, начиная с 5-го лунного месяца и до рождения, увеличивается больше чем в 6 раз, а после рождения — больше чем в 3 раза. Величина поверхности поля 13 у новорожденного составляет 54% средней величины поверхности поля 13 у взрослого, а величина поверхности поля 14 — только 20% поверхности поля 14 у взрослого. Таким образом, размеры поверхности поля 14 увеличиваются в основном после рождения. К 1 году жизни процентные соотношения обоих полей выравниваются, и поверхности поля 13 и поля 14 составляют 60%, а к 7 годам — 90% средней величины этих полей у взрослого.

Величина поверхности полей перипалеокортикальной зоны прогрессивно растет в процессе индивидуальной жизни, однако этот рост иной, чем рост поверхности полей 13 и 14. С 5-го лунного месяца и до рождения величина поверхности полей перипалеокортикальной зоны возрастает в 2½ раза, причем уже на 5-м лунном месяце поверхность перипалеокортикальных полей составляет 42% величины поверхности перипалеокортикальной зоны новорожденного. По отношению к средней величине взрослого у новорожденного поверхность перипалеокортикальных полей еще далека от величины ее в мозгу взрослого (36%), но следует подчеркнуть, что уже к 2 годам жизни величина поверхности перипалеокортикальной зоны достигает тех размеров, которыми характеризуются эти образования в мозгу взрослого.

Процентное отношение величины поверхности инсулярной области к поверхности коры всего полушария говорит о значительном снижении этих величин в процессе индивидуального развития человека — с 3,2% на 5-м лунном месяце до 2,3% у новорожденного и 1,8% у взрослого. Поскольку в состав инсулярной области входят неоднородные структуры, представляло интерес выявить и уточнить

количественные признаки развития полей 13+14 и полей перипалеокортикальной зоны, взятых в отдельности. Оказалось, что процентные соотношения между комплексом инсулярных полей новой коры (поле 13+ поле 14) и поверхностью коры полушария на протяжении периода индивидуального развития, начиная с 5 лунных месяцев, изменяются мало, что свидетельствует о ранней относительной устойчивости величин этих полей в онтогенезе. Процентные отношения между величиной перипалеокортикальной зоны и величиной поверхности коры всего полушария указывают на весьма значительное снижение количественных показателей, составляя в 5 лунных месяцев 1,3%, а у взрослого 0,3% всей коры полушария. Очевидно, эти количественные показатели снижаются за счет значительного отставания развития перипалеокортикальной зоны и падения ее удельного веса при общем прогрессивном развитии структур более высокого уровня, приобретающих в процессе индивидуальной жизни и возрастающее функциональное значение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Различия морфологической характеристики полей 13 и 14 новой коры инсулярной области и перипалеокортикальных полей, различия их морфогенеза, динамики развития как в процессе пренатальной, так и постнатальной жизни, особенности количественных показателей — все это служит основанием для того, чтобы предполагать наличие сложных функциональных соотношений инсулярной области и исключить предположение, что структуры инсулярной области имеют отношение к системе только одного анализатора.

Топическая близость перипалеокортикальной зоны к древней в процессе видового развития, обонятельной коре, черты сходства со структурой этой коры, раннее созревание в онтогенезе и, следовательно, ранняя подготовленность к деятельности (к моменту рождения), а также снижение количественных соотношений в процессе индивидуальной жизни — обосновывают предположение, что цитоархитектонические поля перипалеокортикальной зоны имеют отношение к функции обоняния. Однако если эти структуры и являются субстратом филогенетически старых функций, то их сложная морфологическая характеристика и прогрессивное развитие в ряду приматов дают право допустить многообразие их функционального значения, а также их связь с функциями более высокого уровня, чем обоняние, функциями вегетативными, висцеромоторными.

Поле 13, как и поле 14, относится к высокоорганизованной новой коре. Все цитоархитектонические признаки поля 13 развиваются в онтогенезе несколько раньше, чем признаки поля 14. Особенности развития поля 13 весьма сходны с особенностями развития структур смежной, постцентральной области. Однако черты строения поля 13 имеют много общего и со строением височной и нижней теменной областей.

Развитие поля 14 несколько запаздывает по сравнению с развитием поля 13 и его основные качественные и количественные признаки формируются после рождения. Поздняя организация корковых структур характеризует и поля лобной области, являющейся новейшей в про-

цессе видового развития. Территориальная близость структур поля 14 к структурам лобной области ■ специально к структурам нижней лобной извилины (поля 44, 45, 47), сходство качественных и количественных признаков, запаздывание организации поля 14 в онтогенезе дают основание предположить и известное сходство функционального значения поля 14 и смежных структур лобной области.

Результаты наших морфологических исследований в эволюционном ряду приматов могут помочь пониманию функционального значения таких участков большого мозга, как островок, по отношению которого вопрос о функциональной роли еще не нашел своего разрешения ни в эксперименте, ни в клинике. Анализ макро- и микроскопических признаков строения инсулярной области и их количественных соотношений в восходящем ряду приматов привел к выводу о поступательном филогенетическом развитии островка на позднейшей фазе эволюции от обезьян к человеку. Были выявлены взаимно антагонистические соотношения количественных показателей структур новой коры инсулярной области и перипалеокортекса, отражающие сложные качественные сдвиги, характеризующие своеобразие эволюционного развития островка.

Сопоставление качественных и количественных признаков, присущих инсулярной области в восходящем ряду приматов ■ в онтогенезе человека, позволило провести некоторые онтофилогенетические параллели. Все борозды островка человека, за исключением центральной его борозды, не имеют помологов у обезьян, и собственные извилины островка возникают вторично как результат особой дифференцировки островка у человека. В онтогенезе этому соответствует раннее появление закладки центральной борозды, позднее формирование всех остальных собственных борозд островка и позднее обособление его извилин — на 8-м лунном месяце.

В процессе морфо-физиологического прогресса ■ пределах инсулярной области у человека происходят структурные преобразования. Они выражаются в усложнении организации коры инсулярной области, усложнении цитоархитектонических признаков ее полей. В неокортикальных полях инсулярной области (поле 13 и поле 14) возникают стратификационные изменения, выделение подслоев в слоях III и V и дальнейшая дифференцировка коры — выделение вариантов полей, подполей. Эти особенности присущи только человеку и являются специализированными особенностями человеческого развития.

Поскольку у представителей низших приматов перипалеокортикальными структурами занято почти 80% всей поверхности островка, то особенности цитоархитектонических признаков перипалеокортекса, его топическая близость к древней коре (препириформная область) дают возможность допустить, что у низших приматов инсулярные структуры имеют главным образом отношение к обонятельному анализатору и к регуляции вегетативных, висцеромоторных функций (дыхание, кровообращение, пищеварение). У человека, по нашим данным, 86% всей поверхности островка выстланы структурами новой коры, и подобная трактовка функционального значения этого отдела полушария вряд ли является приемлемой. Совершенно очевидно, что

у человека вместе с изменением количественных соотношений комплексов морфологических структур, входящих как составные элементы в такое сложное образование, каким является инсулярная область, должно было произойти изменение функциональной роли данного отдела полушария.

Особенности хода развития структур новой коры инсулярной области (запаздывание формирования цитоархитектонических признаков, поздние сроки миелинизации систем связей), сходство с чертами строения смежной лобной коры, наряду со своеобразием онто- и филогенетических соотношений, обосновывают вывод о высоком уровне организации этой корковой территории.

Топическая близость к структурам ядерной зоны речедвигательного анализатора (поля 44, 45), взаимосвязь с путями, соединяющими корковые зоны речедвигательного и речеслухового анализаторов, дают право рассматривать новую кору инсулярной области (поле 14 и поле 13) как субстрат, имеющий отношение к сложнейшим и тончайшим функциональным механизмам второй сигнальной системы, характеризующей специфику высшей нервной деятельности человека.

Таким образом, современные морфологические факты хорошо согласуются с данными большого клинического опыта, устанавливающего, что поражение области нижней лобной и верхней височной извилин, а также и островка обуславливает различные формы афазии, т. е. нарушение функций, являющихся основой мышления человека.

Лимб
няния и
Смит — S
проведены
Bailey, 19
Кремер —
указывают
личных р
внутренних
Ranschoff,
сто — Gast
в регулиро
Онтоге
Kaes, 1908;

В возра
is callosi
s. calloso-m
роза — s.
шпорной бо
ляется в вид
В возра
углубляется,
подтеменная
шпорной бо
В 8 лунных
закладывают
сяцев у трет
стоящих бор
ческой обла
пристеночные
После ро
ных их сегме

Глава XI

ЛИМБИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ

Лимбическую область долгое время связывали с функциями обоняния и вкуса (Колликер — Kolliker, 1896; В. М. Бехтерев, 1903; Смит — Smith, 1907; В. М. Касьянов, 1947). За последние 20—25 лет проведены многочисленные экспериментальные исследования (Бэйли — Bailey, 1948; Мак-Куллох — Mc Culloch, 1944; Смит — Smith, 1944; Кремер — Kremer, 1947; Слоэн — Sloan, Джаспер — Jasper, 1950, и др.), указывающие на роль лимбической области в осуществлении различных рефлекторных актов, регулирующих вегетативные функции внутренних органов. Клинические наблюдения (Пул и Рэнзгов — Pool, Ranschoff, 1949; Морруци и Мэгун — Morruzzi a. Magoun, 1949; Гасто — Gastaut, 1956) свидетельствуют также об участии этой области в регулировании функций внутренних органов.

Онтогенез коры лимбической области изучен недостаточно (Кез — Kaes, 1908; Аоки — Aoki, 1934; Конел — Conel, 1939—1963).

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

В возрасте 5 лунных месяцев борозда мозолистого тела — *s. cinguli callosi* весьма неглубока. На месте мозолисто-краевой борозды, *s. calloso-marginalis*, едва намечается углубление. Подтеменная борозда — *s. subparietalis* в этом возрасте еще не выделяется. Ствол шпорной борозды — *truncus f. calcarina* под мозолистым телом выделяется в виде полой щели.

В возрасте 6 лунных месяцев борозда мозолистого тела заметно углубляется, мозолисто-краевая борозда углубляется незначительно, подтеменная борозда намечается в виде неглубокой щели и ствол шпорной борозды представлен уже довольно глубокой бороздой. В 8 лунных месяцев появляются третичные борозды, которые также закладываются сначала в виде небольших углублений. В 9 лунных месяцев у третичных борозд сближаются края и они принимают вид настоящих борозд. К моменту рождения все борозды в пределах лимбической области уже хорошо развиты, в них появляются переходные пристеночные извилины.

После рождения развитие борозд лимбической области в различных их сегментах продолжается неравномерно. Борозда мозолистого

тела в переднем отделе углубляется до 1 года, средний и задний ее отделы — до 2 лет. Мозолисто-краевая борозда в переднем сегменте углубляется до 2 лет, средний и задний ее сегменты продолжают углубляться до 4 лет. В подтеменной борозде нижние ветви достигают максимальной глубины к 2 годам, тогда как основная сагиттальная ветвь и верхние ее ветви продолжают углубляться до 4 лет.

Лимбическая извилина в процессе пренатального и особенно постнатального развития расширяется и удлиняется.

ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА

В коре лимбической области в зависимости от степени дифференцировки можно выделить в вертикальном направлении три зоны: 1) зону перитекталных полей *Sbg*, *Pta* с подполем *ei*, и поле *Ptp* с подполями *Ptpi* и *Ptpe*, 2) зону собственно лимбических полей — поле 25 с подполями 25s и 25i, поле 24 с подполем 24a, поле 23 с подполем 23/24 и 3) зону пограничных лимбических полей — поле 24/32 и поле 31 с подполями 31¹ и 31/32. Перитекталные поля по сравнению с другими полями лимбической области отличаются наименее дифференцированной корой. Собственно лимбические и особенно пограничные лимбические поля имеют более сложную цитоархитектоническую дифференцировку коры.

В горизонтальном направлении лимбическая область, в свою очередь, может быть разделена на передний отдел (поля *Sbg*, 25, *Pta*, 24, 24/32) с агранулярной корой, со слабым расслоением верхнего этажа и задний отдел (поля *Ptp*, 23, 31) с гранулярной корой и более ясной дифференцировкой слоев верхнего этажа.

Цитоархитектоническое развитие коры лимбической области проводилось нами на примере полей *Pta* и 24-го переднего отдела и полей *Ptp* и 23-го заднего отдела, как наиболее характерных и повторяющих общие закономерности развития коры этой области.

Уже в возрасте 5 лунных месяцев на основании цитоархитектонических признаков и топографических особенностей в коре лимбической области можно выделить те же поля, что и у взрослого.

Закладки перитекталных полей *Pta* (рис. 118) и *Ptp* (рис. 120), выстилающих верхнюю губу нижней трети борозды мозолистого тела, занимают самый вентральный отдел лимбической извилины. Закладки собственно-лимбических полей — поля 24 (рис. 118) и 23 (рис. 120) занимают верхние две трети той же борозды, нижний угол и вершину лимбической извилины.

Переднее перитекталное поле, *Pta*. В возрасте 5 лунных месяцев (рис. 118, а) ширина коры — 0,66 мм. Слой I хорошо отграничен от остальной части поперечника коры, неясно делится на 5 подслоев. Остальная часть поперечника коры может быть разделена на 2 этажа. Верхний этаж коры (слои II+III+IV) — сравнительно узкий, сохраняет густоклеточность, свойственную эмбриональному периоду, он конически суживается в направлении к *subiculum*. Нижний этаж коры (слои V, VI+VII) более широкий и менее густоклеточный, чем верхний.

В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 118, б) ширина коры поля *Pta* — 0,78 мм. Верхний этаж коры, не разделенный на слои, представляет комплекс слоев II+III+IV. Нижние слои лучше дифференцированы и более разрежены, чем верхние. Слой V делится на два подслоя, слои VI и VII довольно ясно отделены друг от друга. Клетки нижних слоев несколько крупнее клеток верхних слоев. На общем фоне круглых клеток коры в нижних слоях, чаще чем в верхних, встречаются отдельные угловатые клетки.

У новорожденного (рис. 118, в) кора поля *Pta* более широкая (1,29 мм) и более разреженная. Верхний этаж коры по-прежнему представлен комплексом слоев II+III+IV. Верхняя часть этого комплекса слоев более густоклеточная и мелкоклеточная, нижняя часть его содержит более крупные клетки, однако и они по размерам не превышают 8×6 — 9×7 мк. Клетки имеют вытянутую, угловатую форму, реже приближающуюся к пирамидной. Нижние слои более ясно дифференцированы, чем верхние. Клетки нижних слоев лучше дифференцированы, имеют угловатую и веретенообразную форму. Размер клеток слоя V— 10×8 — 12×10 мк, слоев VI+VII— 9×7 — 8×6 мк.

К 2 годам ширина коры поля *Pta* достигает 1,86 мм. По сравнению с возрастом 1 года прогрессивный рост и дифференцировка слоев происходят преимущественно в верхнем этаже коры. Размер клеток в верхнем комплексе слоев — 12×8 — 16×12 — 18×16 мк. Нижний этаж коры по дифференцировке слоев мало отличается от возраста 1 года. Размер клеток слоя V— 16×14 — 18×16 мк, в слое VI— 18×12 мк; в слое VII— 13×10 мк.

В возрасте 7 лет кора поля *Pta* по ширине и дифференцировке слоев и клеток мало отличается от строения этого поля в возрасте 2 лет.

Переднее собственно-лимбическое поле, 24. В 5 лунных месяцев (см. рис. 118, а) ширина коры — 0,72 мм, т. е. она несколько шире, чем в поле *Pta* в том же возрасте. Слой I, напротив, несколько уже, чем в поле *Pta*, слабо делится на 5 подслоев. Верхний этаж коры густоклеточный, не делится на слои, но его верхняя часть, соответствующая слоям II+III¹, особенно компактна. Нижний этаж коры несколько шире и более разрежен, также почти не делится на слои. Клетки по всему поперечнику коры круглой и овальной формы, размер их — от 7×6 до 8×7 мк, в слое I они не превышают 3×5 мк. Граница коры с белым веществом нерезкая, имеется большое количество клеток, мигрирующих из матрикса в корковую пластинку.

В возрасте 6 лунных месяцев (рис. 118, б) границы поля 24 с соседними полями заметны. Ширина коры — 1,0 мм. Слой I густоклеточен, не ясно делится на подслои. Верхний этаж коры слабо разделен на слои II, III и IV, еще в значительной степени сохраняющие густоклеточность, характерную для ранних стадий эмбрионального развития. Слой II выделяется в виде узкой компактной полоски. Слой III слабо отделяется от соседних слоев, разрежен в средней своей части. Слой IV слабо дифференцируется. Нижние слои V, VI и VII дифференцируются более отчетливо, чем верхние. Слой V заметно делится на два подслоя. Слой VI выделяется от соседних слоев как более

густоклеточный, слой VII — как более редкоклеточный. Клетки по всему поперечнику коры имеют округлую форму, реже — угловатую, последняя чаще встречается в нижних слоях. Размер клеток в верхних слоях — 5×4 — 9×6 мк, в нижних слоях — 10×6 — 13×8 мк.

У новорожденного кора поля 24 (см. рис. 118, в) более широкая — 1,59 мм и более разреженная, чем в пренатальном периоде. Слой I беден клетками и совершенно утратил деление на подслои. Слой II — более редкоклеточен, чем в пренатальном периоде. Слой III почти не делится на подслои. Слой IV выражен неясно. Клетки верхних слоев имеют округлую, а также угловатую, не совсем правильную пирамидную форму. Размер клеток — 7×5 — 10×6 мк, 16×8 мк. Нижние слои дифференцированы лучше верхних. Слой V яснее разделен на подслои, чем слой III. В подслое V^1 пирамидные клетки чаще брахиморфного типа, т. е. их тело больше увеличено в поперечнике. В подслое V^2 пирамидные клетки явно долихоморфного типа, тело их больше увеличено в высоту, они имеют своеобразную форму булавы, ланцетовидную или штопорообразную. Это наиболее крупные клетки в коре лимбической области. Размер клеток в подслое V^1 — 16×14 — 18×16 мк, подслое V^2 — 24×7 — 8 мк, 35×5 мк. Клетки слоев VI+VII более мелкие и отличаются чрезвычайной полиморфностью, особенно в слое VII. Размер их в слое VI — 14×10 мк, в слое VII — 10 — 8×7 мк.

В возрасте 2 лет (рис. 119, а) кора заметно расширяется, достигая 2,49 мм. Слои расширяются и разрежаются, более ясно делятся на подслои, происходит дальнейший рост и дифференцировка их клеток. Все эти изменения в более значительной степени выражены в верхнем этаже коры.

В возрасте 7 лет (рис. 119, б) ширина коры поля 24 одинакова с шириной коры у взрослого — 2,74 мм. Расширение коры происходит главным образом за счет слоя III. Слои I и III по сравнению с другими слоями наиболее заметно разрежены. Размер клеток в слое III — 14×10 — 16×16 — 24×14 мк. Слой IV по-прежнему не дифференцируется как самостоятельный слой. Нижние слои V и VI+VII архитектурно мало отличаются от соответствующих слоев в возрасте 2 лет.

Заднее перитектальное поле, Ptp. В 5 лунных месяцев (рис. 120, а) поле Ptp можно отграничить от соседних структур — поля 23 и subiculum. Ширина коры — 0,68 мм. Слой I густоклеточен, делится на 5 подслоев. Верхний этаж коры компактный, не делится на слои, конически суживается в направлении к subiculum.

В 6 лунных месяцев (рис. 120, б) поле Ptp ясно отграничивается от соседних полей. Ширина коры — 0,75 мм. Слой I содержит довольно много клеток, вследствие неравномерного их расположения, в нем можно выделить до 5 подслоев, размер клеток не превышает 3×4 мк. Верхний этаж коры представлен комплексом слоев II+III+IV, конически суживающимся в направлении к subiculum. Верхний комплекс слоев очень густоклеточен и особенно компактен в верхней своей части — на месте слоя II. Образован верхний комплекс слоев клетками округлой формы, размер их — 5×4 — 7×6 мк, лишь изредка встречаются угловатые клетки. Нижние слои дифференцированы лучше верхних слоев. В слое V намечается деление на два подслоя: V^1 и V^2 .

Слой VI —
овальную.
встречаются
 9×7 мк. Гр
у ново
Ptp (рис
комплекс
чем на ра
ренцирован
полем Ptp
более широ
в глубину,
жены также
дифференци
В возра
ний этаж к
II+III+IV.
заметно выр
пени диффе
в возрасте
поле Ptp.
В возра
ренцировке
в возрасте 2
разрежение
нем этаже.
Заднее
23 (см. рис.
полями (Pta
несколько ус
довольно гус
жено. Остал
2 этажа. Ве
его наружна
редкоклеточн
V, VI+VII. К
лой формы, I
ника коры не
ством нерезк
ток, мигриру
В 6 лун
ляется среди
Кора сохраня
еще очень гус
нижний. Слой
слабо отделя
лую форму, р
цируются бол
слоя. Слой V
14 Под. ред. С. А.

Слои VI—VII хорошо отграничиваются. Клетки нижних слоев имеют овальную, вытянутую форму, среди них чаще, чем в верхних слоях, встречаются угловатые клетки. Размер клеток колеблется от 5×6 до 9×7 мк. Граница с белым веществом постепенная.

У новорожденного поле *Ptp* ясно делится на два подполя: *Ptpi* и *Ptpe* (рис. 120, в). В подполе *Ptpi* ширина коры — 1,24 мм. Верхний комплекс слоев менее заметно суживается в направлении к subiculum, чем на ранних стадиях пренатального развития. Нижние слои дифференцированы лучше верхних слоев. В подполе *Ptpe* по сравнению с подполем *Ptpi* кора несколько шире — 1,34 мм. Верхний комплекс слоев более широк, клетки его более заметно увеличиваются от поверхности в глубину, слой II более разрежен, неясно выделяется, слои III, IV выражены также слабо. В этом подполе, как и в предыдущем, нижние слои дифференцированы лучше верхних, одинаковы по ширине.

В возрасте 2 лет ширина коры подполя *Ptpi* равна 1,71 мм. Верхний этаж коры слабо разграничен на слои, образует комплекс слоев II+III+IV. Коническое сужение его в направлении к subiculum менее заметно выражено, чем в пренатальном периоде. Нижние слои по степени дифференцировки мало отличаются от соответствующих слоев в возрасте 1 года. В подполе *Ptpe* кора — 1,86 мм, шире, чем в подполе *Ptpi*.

В возрасте 7 лет подполя *Ptpi* и *Ptpe* по архитектурной дифференцировке коры мало изменяются по сравнению с теми же полями в возрасте 2 лет. Однако и в этом возрасте продолжается дальнейшее разрежение коры в обоих подполях, более заметно выраженное в верхнем этаже.

Заднее собственно-лимбическое поле, 23. В 5 лунных месяцев поле 23 (см. рис. 120, а) характеризуется, по сравнению с перитектальными полями (*Pta* и *Ptp*), более широкой корой — 0,74 мм. Слой I, напротив, несколько уступает по ширине этому слою в перитектальных полях. Он довольно густоклеточен, его разделение на 5 подслоев заметно выражено. Остальная часть поперечника коры поля 23 ясно делится на 2 этажа. Верхний — густоклеточный и особенно компактной является его наружная часть, соответствующая слою II. Нижний этаж более редкоструктурный, просветленный, в нем намечается деление на слои V, VI+VII. Клетки по всему поперечнику коры преимущественно округлой формы, размер их в слое I — 3×5 мк, в остальной части поперечника коры не превышает 7×6 , 8×7 мк. Граница коры с белым веществом нерезкая вследствие того, что имеется большое количество клеток, мигрирующих из матрикса в корковую пластинку.

В 6 лунных месяцев (рис. 120, б) поле 23 более заметно выделяется среди других полей лимбической области, ширина коры 1,02 мм. Кора сохраняет в значительной степени эмбриональный характер. Она еще очень густоклеточна, верхний этаж ее более богат клетками, чем нижний. Слой I густоклеточен, делится на 5 подслоев. Слои II, III, IV слабо отделяются друг от друга. Их клетки в основном имеют округлую форму, размеры клеток — 5×4 — 8×6 мк. Нижние слои дифференцируются более ясно, чем верхние. Слой V неясно делится на два подслоя. Слой VI очень постепенно переходит в слой VII. Клетки этих

слоев имеют овальную, вытянутую, изредка угловатую форму. Размер клеток в нижних слоях — $7 \times 5 - 9 \times 6$ мк. Благодаря расположению клеток в колонки и более правильной их ориентировке к поверхности намечается некоторая радиальная исчерченность коры.

У новорожденного (рис. 120, в) ширина коры — 1,60 мм. Кора более разрежена, чем в пренатальном периоде. Радиальная исчерченность лучше выявлена в верхнем этаже. Слой II по сравнению с более ранними стадиями заметно разрежается. Слой III ясно делится на три подслоя, клетки этих подслоев еще недостаточно пирамидизированы. Размер клеток — $12 - 16 \times 8$ мк, 18×10 мк, из них наиболее крупные сосредоточены в подслое III³. Слой IV неясно разделен на два подслоя: IV¹ — редкоклеточный и IV² — более густоклеточный. Нижние слои дифференцируются более отчетливо, чем верхние. Слой V довольно заметно делится на два подслоя. Слой VI более плотный, чем подслои V², постепенно переходит в слой VII. Верхний этаж коры по ширине уступает нижнему. Нижние слои содержат пирамидные, веретенообразные и в меньшем количестве круглые клетки. Размер клеток в слое V — $16 \times 12 - 20 \times 10 - 25 \times 12$ мк; в слое VI — $12 \times 10 - 14 \times 8$ мк; в слое VII — $8 \times 7 - 10 \times 8$ мк.

В возрасте 2 лет (рис. 121, а) ширина коры достигает 2,56 мм, за исключением слоя I. Верхний этаж коры по ширине почти равен нижнему. Клетки не только в нижних, но и в верхних слоях достигли значительной дифференцировки и размеров. В слое III размер клеток — $24 \times 10 - 25 \times 12 - 29 \times 12$ мк, в слое V — $19 \times 14 - 25 \times 14 - 33 \times 10 - 40 \times 10$ мк, в слое VI — $26 \times 12 - 29 \times 14$ мк; в слое VII — $18 \times 12 - 25 \times 12$ мк.

В возрасте 7 лет (рис. 121, б) ширина коры — 2,86 мм. Изменения коры в этом возрасте происходят главным образом в верхнем ее этаже и особенно изменяется слой III, который по ширине превосходит слой V и слои VI+VII. Слои III и IV ясно делятся на подслои. Верхний этаж коры в целом по ширине превосходит нижний. Дифференцировка и рост клеток в верхнем этаже коры нарастает от слоя II в глубину слоя III. Размер клеток в слое II — 12×8 мк; в слое III — $34 \times 25, 33 \times 18, 29 \times 16$ мк. Слои V, VI+VII по сравнению с теми же слоями в возрасте 2 лет мало изменяются. Граница коры с белым веществом становится более ясной. Кора поля 23 по цитоархитектоническим признакам имеет почти полное сходство с корой этого поля мозга взрослого.

Одним из признаков, определяющих развитие коры лимбической области, как и любой другой области коры мозга, является рост ее ширины. Так, ширина коры полей 24 и 23 за пренатальный период развития (от 6 лунных месяцев до момента рождения) увеличивается в 1,6 раза, за постнатальный период (от новорожденного до 7 лет так же, как и у взрослого) ширина коры увеличивается в поле 24 в 1,7 раза, в поле 23 — в 1,8 раза. Относительная величина ширины коры собственно-лимбических полей к ширине коры у взрослого составляет в возрасте 6 лунных месяцев в поле 23 — 35,7%, в поле 24 — 36,4%; у новорожденного в поле 23 — 55,4%, в поле 24 — 60,2%. К 7 годам ширина коры в обоих полях уже не отличается от ширины коры взрослого.

Кора перитектальных полей Pta и Ptp уже, чем в собственно-лимбических полях, за пренатальный период развития она увеличивается

в 1,6—1,7 раза, т. е. в лимбических полях. Относительный рост их у новорожденного — у новорожденного — у взрослого.

Рост ширины коры продолжается до 7 лет. За этот период она увеличивается в 2,7—2,8 раза. Увеличивается лишь незначительно.

Кора перитектальных лимбических полей по ширине к 2 годам увеличивается в 2,2—2,4 раза, причём увеличивается меньше, чем в лимбических полях.

По характеру разграничения области (инсулярная область) в талламическом периоде увеличения талламическими полями, почти одинаково с собой.

Начало дифференциации в 5 лунных месяцев в слабой стратификации, разделении на два этажа. IV едва намечаются, более ясно дифференцируются.

Отдельные слои коры развиваются по-разному.

Слой I уже при рождении хорошо ограничен от остальных. Он относительно постоянен, в нем можно выделить Ptp и 23 заднего и 24 переднего отделов.

8—9 лунных месяцев — клетки на самой поверхности изменяются. Клетки становятся более чем в 1 1/2 раза больше, чем в пренатальном периоде.

В пренатальном периоде она по ширине к 2 годам увеличивается в 2,2—2,4 раза, причём увеличивается меньше, чем в лимбических полях.

Слой II в коре в 6 месяцев очень густой, он более компактен, чем в перитектальных полях. В перитектальных полях он более компактен, чем в лимбических полях.

Слой III в коре в 6 месяцев очень густой, он более компактен, чем в перитектальных полях. В перитектальных полях он более компактен, чем в лимбических полях.

в 1,6—1,7 раза, т. е. почти в одинаковых темпах с корой собственно-лимбических полей, за постнатальный период развития ширина коры увеличивается значительно меньше (в 1,4 раза).

Относительный рост ширины коры перитектальных полей (к ширине их у взрослого) составляет в возрасте 6 лунных месяцев 42,0%; у новорожденного — 69,5—70,0%, а к 2 годам достигает ширины коры взрослого.

Рост ширины коры собственно-лимбических полей 24 и 23 продолжается до 7 лет. За весь этот период развития ширина коры увеличивается в 2,7—2,8 раза. За постнатальный период развития она увеличивается лишь немного больше, чем за пренатальный.

Кора перитектальных полей *Pta* и *Ptp* по сравнению с собственно-лимбическими полями развивается быстрее, достигая своей максимальной ширины к 2 годам; за этот период развития она увеличивается в 2,2—2,4 раза, причем за постнатальный период развития она увеличивается меньше, чем за пренатальный.

По характеру развития ближе всего к лимбической области стоит инсулярная область (поля 13,14). Ширина коры последней за пренатальный период увеличивается в 1,3—1,4 раза, т. е. одинаково с перитектальными полями, за постнатальный период — в $1,8 \times 1,9$ раза, т. е. почти одинаково с собственно-лимбическими полями.

Начало дифференцировки коры лимбической области выявляется в 5 лунных месяцев (см. рис. 118, а и рис. 120, а), что выражается в слабой стратификации корковой пластинки и предварительном ее разделении на два этажа. Верхний этаж густоклеточен, слои II, III, IV едва намечаются. Нижний этаж более разрежен, слои V и VI+VII более ясно дифференцированы.

Отдельные слои в различных полях лимбической области развиваются по-разному.

Слой I уже при первоначальной закладке корковой пластинки хорошо отграничен от всего поперечника коры. В возрасте 5—6 лунных месяцев он относительно богат клетками. Как и в других областях коры, в нем можно выделить до 5 подслоев, что лучше выражено в полях *Ptp* и 23 заднего отдела лимбической области, чем в полях *Pta* и 24 переднего отдела. Это деление слоя I на подслои в возрасте 8—9 лунных месяцев исчезает и сохраняется лишь некоторое скопление клеток на самой периферии его. Рост клеток в слое I продолжается до 8—9 лунных месяцев. В дальнейшем величина и форма клеток почти не изменяются. Клетки слоя I за весь период развития увеличиваются не более чем в $1\frac{1}{2}$ раза. Ширина слоя V в абсолютных величинах (мм) в пренатальном периоде увеличивается незначительно, в постнатальном периоде она не изменяется. В относительных цифрах (по отношению ко всей ширине коры) ширина слоя I во всех полях лимбической области, как в пре-, так и постнатальном онтогенезе уменьшается.

Слой II в коре всех полей лимбической области в возрасте 5 лунных месяцев очень густоклеточен, причем в полях *Pta* и 24 переднего отдела он более компактный и широкий, чем в полях *Ptp* и 23 заднего отдела. В перитектальных полях *Pta* и *Ptp* верхний этаж коры, за

исключением слоя I, не имеет ясного разделения на слои и представляет комплекс слоев II+III+IV. С возрастом этот комплекс слоев разрежается и расширяется, но недостаточность его стратификации сохраняется на всем протяжении онтогенеза. Темпы роста ширины верхнего комплекса слоев совпадают с темпами роста всего поперечника коры этих полей и происходят в основном до 2—4 лет. Ширина комплекса слоев за пренатальный период развития увеличивается в 1,8—2,0 раза, за постнатальный период — в 1,5 раза. Прогрессивная дифференцировка и рост клеток в этом комплексе слоев продолжают до 1 года включительно и нарастают от поверхности в глубину, хотя клетки здесь в основном мелкие. Пирамидные клетки верхнего комплекса слоев чаще сохраняют округлую форму тела не только на ранних, но и на поздних стадиях развития и у взрослого. По размерам клетки за весь период развития увеличиваются в 2,4—3,0 раза.

В поле 24 слой II тоже неясно ограничен от слоя III, но лучше, чем в перитектальных полях. В поле 23 он выражен наиболее ясно и имеет значительное сходство с соответствующим слоем полей смежных областей новой коры.

Слой II в коре лимбической области, как и в других областях коры мозга, характеризуется наличием мелких, в основном пирамидных, в меньшем количестве зернистых клеток, очень плотно расположенных. Клетки слоя II на всем протяжении онтогенеза и даже у взрослого остаются мелкими, слабо дифференцированы и довольно плотно расположены, имея сходство с клетками подслоя III¹. Они только незначительно уступают последним по размерам и степени дифференцировки. Слой II имеет, таким образом, на всем протяжении онтогенеза более эмбриональный характер. Клеточный состав его является как бы клеточным депо в отношении остальной части поперечника коры.

Слой III в собственно-лимбических полях 24 и 23 в 5 лунных месяцев еще имеет эмбриональную густоклеточность, но уступает в этом слою II. Дальнейшее разрежение слоя III, как и слоя II, продолжается на всем протяжении онтогенеза до взрослого включительно. Начало разделения слоя III на подслои намечается в 6—7 лунных месяцев, более ясно выражено к моменту рождения и особенно заметно к 1—2 годам. Это разделение слоя III на три подслоя в поле 23 значительно лучше выражено, чем в поле 24, как на ранних стадиях развития, так и на всех последующих. Ширина слоя III в коре лимбической области, как и в других областях новой коры, увеличивается наиболее интенсивно и в течение наиболее длительного периода развития, что совпадает с темпами роста всей коры, т. е. слой III расширяется параллельно с расширением всей коры. За пренатальный период развития он увеличивается в поле 24 в 1,9 раза, за постнатальный период — в 2,1 раза; в поле 23 за пренатальный период он увеличивается несколько меньше — в 1,7 раза, за постнатальный период, напротив, несколько больше, чем в поле 24, — в 2,3 раза. Относительная ширина слоя III (по отношению ко всей ширине коры) в поле 24 составляет на всем протяжении онтогенеза менее значительный процент, чем в поле 23. Так, в возрасте 6 лунных месяцев слой III в поле 24 составляет 16,0%, в поле 23—22,5%; у новорожденного в поле 24—18,6%, в поле 23—

23,8%, в 7
в возрасте
от клеток
клетки. В 2
ференциро
бину; клет
и еще мень
Это ра
в поле 24
и рост клет
2 лет, при э
в 5,8 раза.
и дифферен
ваются в 2,4

Слой II
ческих пока
новой коры,
всей ширины
ширится в
тогенезе.

Слой IV
номерно, что
сти на перед
P1a и 24 пер
ном онтогене
ляется от со
слой II, силь
как самостоя
IV отмечают
14 переднего
это как ред
точку зрения
плавлении (д
незе развива
руживают ка
рамидный ха
с возрастом
мым, слабо
Подкреплен
ные по изуч
области у че

В подпо
ваются так
несколько л
натальном, н
В поле 2
жении онтог
слоя, еще бо
тальном онто

23,8%, в 7 лет в поле 24—23,2%; в поле 23—30,4%. Клетки слоя III в возрасте 5 лунных месяцев мелкие, круглые, еще мало отличаются от клеток слоя II, только изредка среди них встречаются угловатые клетки. В дальнейшем слой III делится на три подслоя. При этом дифференцировка и рост клеток слоя III происходит от поверхности в глубину; клетки особенно крупны в подслое III³, они меньше в подслое III² и еще меньше в подслое III¹.

Это деление на подслои особенно заметно в поле 23, менее в поле 24 и слабее всего в перитектальных полях. Дифференцировка и рост клеток слоя III в собственно-лимбических полях происходит до 2 лет, при этом клетки увеличиваются в поле 24 в 4,4 раза, в поле 23—в 5,8 раза. В верхнем комплексе слоев в перитектальных полях рост и дифференцировка клеток происходят до 1 года — клетки увеличиваются в 2,4—3,0 раза.

Слой III коры лимбической области по целому ряду архитектурных показателей уступает соответствующему слою других областей новой коры, где слой III более широк (нередко составляет $\frac{1}{3}$ и более всей ширины коры), яснее разделен на подслои, заметно больше расширяется в процессе развития, преимущественно в постнатальном онтогенезе.

Слой IV в различных полях лимбической области выражен неравномерно, что и послужило основным поводом к разделению этой области на передний агранулярный и задний гранулярный отделы. В полях *Pta* и 24 переднего отдела лимбической области слой IV в пренатальном онтогенезе довольно густоклеточен и мелкоклеточен и слабо отделяется от соседних слоев. В постнатальном периоде слой IV, как и слой II, сильно разрежается и почти не выделяется от соседних слоев как самостоятельный слой. Подобные изменения зернистых слоев II и IV отмечаются также в полях 4 и 6 прецентральной области и в поле 14 переднего отдела островка. Бродман (1909) и другие рассматривали это как редукцию слоев в онтогенезе. Мы не склонны разделять эту точку зрения и считаем, что здесь речь идет не о регрессии или расплавлении (А. А. Кунаков, 1951) указанных слоев. Эти слои в онтогенезе развиваются прогрессивно. Их клетки в процессе развития обнаруживают качественные изменения, принимают явно выраженный пирамидный характер. Вследствие этого в указанных полях слои II и IV с возрастом становятся крупноклеточными и разреженными и, тем самым, слабо дифференцируются, как самостоятельные зернистые слои. Подкреплением сказанному служат ранее полученные нами (1959) данные по изучению развития нейронной структуры коры лимбической области у человека.

В подполе *Ptre* зернистые слои II и IV слабо выражены и развиваются так же, как и в поле *Pta*. В подполе *Ptpi* эти слои выражены несколько лучше и в слабой степени прослеживаются не только в пренатальном, но и постнатальном онтогенезе.

В поле 23 слои II и IV хорошо дифференцируются на всем протяжении онтогенеза. Слой IV к моменту рождения делится на два подслоя, еще более ясно его деление на подслои выявляется в постнатальном онтогенезе. Клетки слоя IV мелкие, округлой формы, последняя

почти не изменяется в процессе развития, размер клеток увеличивается не более, чем в 3 раза.

Слои V, VI и VII, составляющие нижний этаж коры, в лимбической области особенно хорошо развиты. Начало их дифференцировки обнаруживается уже в 5 лунных месяцев. В 6 лунных месяцев слой V неясно делится на два подслоя. Слой VI выделяется как более плотный, слой VII более рыхлый и светлый. В онтогенезе все три нижних слоя расширяются почти в одинаковых темпах и быстрее верхних слоев достигают своей максимальной ширины. Так, в перитектальных полях рост ширины этих слоев происходит до одного года, в собственно-лимбических полях до 2 лет. Таким образом, нижние слои по темпам роста ширины опережают рост ширины коры полей лимбической области. За весь период развития ширина нижних слоев в абсолютных цифрах увеличивается в полях *Pta* и *Ptp* в 2,0 раза, в полях 23 и 24 — в 2,3—2,5 раза. Нижний этаж коры (слои V, VI+VII) в перитектальных полях и в поле 24 по ширине в абсолютных и относительных цифрах, на всем протяжении онтогенеза, превосходит верхний этаж (слои II+III+IV). В поле 23 нижний этаж коры по ширине в пренатальном онтогенезе также несколько превосходит верхний этаж, в постнатальном онтогенезе он ему несколько уступает.

Нижние слои содержат, кроме пирамидных и круглых — зернистых клеток, также в значительном количестве веретенообразные клетки, тогда как в верхних слоях эти последние встречаются только изредка. В поле 24 в подслое V^2 имеются также в большом количестве специальные пирамидоверетенообразные клетки, имеющие весьма своеобразную форму: булавы, ланцетовидную и штопорообразную. Эти клетки носят черты как пирамидных, так и веретенообразных клеток. В поле 23 в том же подслое V^2 , как показали наши данные по изучению нейронной структуры, выделяются крупные, стройные пирамиды типа солитарных клеток Мейнерта, характерных для коры затылочной области. Рост и дифференцировка клеток нижних слоев, как и рост ширины последних, начинается раньше и проходит в более быстрых темпах, чем в верхних слоях. Так, к моменту рождения клетки достигают значительных размеров и дифференцировки, в первое полугодие после рождения они уже менее заметно изменяются, после одного года в размерах и дифференцировке клеток особых изменений не отмечается. За весь период развития клетки в перитектальных полях увеличиваются не более чем в 2 раза, в собственно-лимбических полях — почти в 2,5 раза. Клеточное разрежение в нижних слоях не заканчивается вместе с ростом и дифференцировкой клеток к возрасту одного года, а продолжается до 7 лет и даже до стадии взрослого, что, очевидно, зависит от разрастания дендритных и аксональных ветвлений. Клеточное разрежение в нижних слоях, начиная с возраста 2 лет и позднее, выражено в менее значительной степени, чем в верхних слоях.

Таким образом, нижние слои V и VI—VII коры лимбической области в процессе развития изменяются меньше верхних слоев. Они развиваются более высокими темпами и меньше изменяются за период онтогенеза, чем верхние слои. Рост и дифференцировка клеток в ниж-

них слоях происходят также более быстрыми темпами и они меньше изменяются за период развития, чем клетки слоя III.

Цитоархитектонические границы между разными полями лимбической области и полями соседних с ними областей выражены различно. В онтогенезе с развитием коры нарастают характерные цитоархитектонические признаки отдельных полей и различия между ними становятся более ясными. Однако между полями имеются переходные участки коры, которые с возрастом увеличиваются по занимаемой территории, поэтому границы между полями становятся менее ясными.

По нашим данным, между пограничными полями, 24/32, 31, подполем 31/32 лимбической области и соседними полями 8, 9, 10, 11 и 12 лобной области, 4 и 6 прецентральной области, 5 и 7 верхней теменной области и полем 19 затылочной области также имеются переходные участки коры и между ними отмечаются неясные границы. Между перитектальными полями *Pta* и *Ptp*, очевидно, представляющими собой модифицированную межуточную кору, *periarchicortex* и *subiculum* (*archicortex*), участки переходного характера коры не выражены, поэтому и границы здесь совершенно четкие и почти не изменяются в процессе развития.

Сдвиги в расположении полей лимбической области выражаются в расширении их территории в вентро-дорсальном и ростро-каудальном направлениях, что обусловлено развитием коры этой области и всего полушария в целом.

Рост поверхности коры отдельных полей лимбической области происходит неравномерно. Поверхность коры перитектальных полей *Pta* и *Ptp* в абсолютных цифрах за пренатальный период увеличивается в 4,8—5,5 раз, за постнатальный период в обоих полях — в 2,0—2,3 раза. Поверхность коры поля 24 за пренатальный период увеличивается в 7,5 раза, за постнатальный период — в 3,4 раза. Поверхность коры поля 23 за пренатальный период — увеличивается в 6,8 раза, за постнатальный период увеличивается в 4,6 раза. Таким образом, рост величины поверхности коры полей лимбической области заметно сдвигается на пренатальный период, что наиболее заметно выражено в перитектальных полях, меньше — в поле 24 и еще меньше — в поле 23. Перитектальные поля обнаруживают ускоренные темпы роста поверхности коры. Так, в 5 лунных месяцев они составляют 5,7% поверхности коры у взрослого, в 6 лунных месяцев — 11,8%; у новорожденного — 45,5% и к 2 годам достигают размеров взрослого. Собственно-лимбические поля развиваются более медленно, чем перитектальные поля. Так, поле 24 в 5 лунных месяцев составляет 3,9% поверхности коры взрослого, поле 23 — 3,3%; в 6 лунных месяцев относительная величина обоих полей — 7,6—7,9%; у новорожденного поле 24 — 29,3%, поле 23 — 22,5%; в 2 года поле 24 — 87,9%; поле 23 — 88,3% и лишь к 7 годам оба поля почти достигают размеров взрослого. При этом поле 23 на ранних стадиях развития обнаруживает более медленные темпы роста поверхности коры, а после 2 лет поля 23 и 24 развиваются почти в одинаковых темпах.

Относительная величина поверхности коры перитектальных полей к величине поверхности коры всей лимбической области в 5 лунных

месяцев составляет 7,8%, в 6 лунных месяцев — 9,0%, у новорожденного — 14,7%, в 2 года и старше — 9,9—8,5%. Относительная величина поверхности коры в поле 24 в 5 лунных месяцев составляет 13,9%, в 6 лунных месяцев — 16,3%, у новорожденного — 24,9%, в 2 года и позднее — 22,7—22,0%. В поле 23 в 6 лунных месяцев она составляет 17,7%, у новорожденного — 21,4%, в 2 года и позднее — 24,6—25,3%. Таким образом, относительная величина поверхности коры перитектальных полей (к величине поверхности коры всей лимбической области) в пренатальном онтогенезе увеличивается, а в постнатальном — уменьшается. В поле 24 в пренатальном онтогенезе эта величина увеличивается, а в постнатальном онтогенезе уменьшается, однако меньше, чем в перитектальных полях. В поле 23 за пренатальный период развития эта величина увеличивается, но меньше, чем в поле 24, и в противоположность полям *Pta* и 24 продолжает увеличиваться и в постнатальном онтогенезе.

Величина поверхности коры всей лимбической области в 5 лунных месяцев — 177,6 мм², в 6 лунных месяцев — 313,4 мм², у новорожденного — 745,5 мм², в 2 года — 2452,0 мм² и в 7 лет достигает 2851,5 мм². Поверхность коры лимбической области за пренатальный период развития увеличивается в 4,2 раза и почти одинаково за постнатальный — в 3,9 раза. Несколько иные соотношения в росте величин поверхности коры имеются по другим областям коры большого мозга. Так, инсулярная область увеличивается за пренатальный период значительно больше, чем за постнатальный.

Лобная и нижняя теменная области изменяются за пренатальный период незначительно и значительно больше — за постнатальный период.

Лимбическая область по сравнению с другими областями новой коры в процессе развития обнаруживает более быстрые темпы роста поверхности коры. Так, относительная величина лимбической области (к поверхности коры ее у взрослого) составляет в 5 лунных месяцев внутриутробной жизни 6,1%, в 6 лунных месяцев — 10,9%, у новорожденного — 25,8%, в 2 года — 85,0% и в 7 лет — почти достигает размеров у взрослого — 98,9%. Этот относительный рост величины поверхности коры лимбической области уступает в темпах роста лишь областям, относящимся к древней, старой и межуточной коре, которые у новорожденного составляют 37,9% и уже к 2 годам почти достигают размеров равных у взрослого. Инсулярная область, как и лимбическая, достигает величины поверхности коры взрослого к 7 годам. Такие же филогенетически новейшие области, как лобная и нижняя теменная, обнаруживают рост величины поверхности коры и после 12 лет.

Относительный размер поверхности коры лимбической области (к поверхности коры всего полушария) в процессе развития уменьшается и, таким образом, отстает от роста поверхности коры всего полушария. Так, лимбическая область в 5 лунных месяцев составляет 7,3% поверхности коры всего полушария, в 6 лунных месяцев — 6,5%, у новорожденного — 5,4%, в 2 года — 3,9%, в 7 лет и у взрослого — 3,4%.

Дани
лимбичес
казывают
хитектони
ляется к
вень стру
ее диффе
развития
гих корко
Все э
ранее дру
нервной д
сти органи
Морфо
ской обла
клинически
образом, с
связи лим
мической с
ласти в рег

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные, полученные нами при изучении строения и развития коры лимбической области в пренатальном и постнатальном онтогенезе, показывают, что эта область за исключением перитектальных полей architectонически и по своему развитию относится к новой коре, она является как бы ее периферической зоной. Сравнительно низкий уровень структуры коры лимбической области выражается в более слабой ее дифференцировке, меньшей изменчивости, более быстрых темпах развития и раннем ее созревании, опережающем развитие многих других корковых ядерных зон анализаторов.

Все это может свидетельствовать о том, что лимбическая область ранее других областей новой коры включается в процессы высшей нервной деятельности, необходимые для обеспечения жизнеспособности организма уже на ранних стадиях его развития.

Морфологические данные о строении и развитии коры лимбической области согласуются с экспериментальными исследованиями и клиническими наблюдениями, указывающими на связь ее, главным образом, с анализатором внутренней среды организма. Анатомические связи лимбической области с передним ядром таламуса и гипоталамической областью также подтверждают заинтересованность этой области в регуляции висцеральных функций организма.

Глава XII

ДРЕВНЯЯ, СТАРАЯ И МЕЖУТОЧНАЯ КОРА. МИНДАЛЕВИДНОЕ ЯДРО. ОГРАДА

Борозды и извилины, занятые древней, старой и межуточной корой (см. гл. I), объединялись в описательной анатомии Келликером (Koelliker, 1896) как обонятельный мозг, *rhinencephalon*. На условность этого термина указывал, однако, уже в 1897 г. Циен (Ziehen), считавший возможным применять его только «в целях поверхностной топографической ориентировки для области, расположенной базально от боковой борозды». Того же мнения держался и Ретциус (Retzius, 1898), полагавший, что термин «обонятельный мозг» не должен содержать физиологических презумпций, и предложивший заменить его термином «*pallium basale*», или «*basipallium*», очень четко выявлявшим основную мысль автора, хотя и не совсем удачным, так как субпаллиум, занятый древней корой, все же не следует относить к паллиуму.

В дальнейшем сравнительно-анатомические, ходологические, физиологические и электрофизиологические исследования подтвердили правильность взгляда Циена и Ретциуса, показав, что только небольшой отдел «обонятельного мозга» заслуживает в полной мере этого названия, большая же часть входящих в его состав областей находится только в более или менее отдаленной связи с обонянием или же вообще не имеют к нему прямого отношения, являясь субстратом иных, так сказать «необонятельных» функций. Эти «необонятельные функции» должны быть весьма различными по своей сложности в соответствии с огромным структурным многообразием составляющих «обонятельный мозг» формаций, но, несомненно, они менее сложны, чем функции областей новой коры. Наибольшую сложность во всем комплексе «обонятельного мозга», кора которого получила в дальнейшем название гетерогенетической коры (Бродман, 1909) или аллокортекса (С. и О. Фогт, 1919), должны иметь функции энторинальной области, поскольку она представляет непосредственный переход к областям новой коры, имеет из всех аллокортикальных областей наиболее сложное строение и продолжает развиваться и на конечных этапах филогенеза, достигая максимальной дифференцировки только у человека.

О существующих
составляющих
и о самой ранней
луковицы и об
полости боковой
Об отношении
к функции обоня
ции с величиной
Произведенные
ляция величины
цательна, корре
сом положитель
старой коры бли
ной луковицы с
жительной цифр
весьма большой
и обонятельного
Уже исходя
обонятельные фу
не со всеми ее о
ческого эксперим
при повреждении
электрофизиологи
dal, 1947) сводк
обонятельной лук
носить только пре
ный бугорок, пря
нительной лукови
тельным бугорком
(Pribram, Kruger,
перерождение вол
к препириформной
бугорку, и не веде
рах, в энторинальн
из периамигдаляр
леокортикальной
коры, и ядер мин
ложна к septum и
же сводным дан
всегда дает полож
вилине, в периами
бугорке.
Но и эти обла
шение к обонянию,
ные. Как и весь ко
генеза, они предста
ных волокон, но и
центр, где обоняте
гими импульсами —

О существующих в настоящее время классификациях структур, составляющих аллокортекс С. и О. Фогт, уже говорилось так же, как и о самой ранней стадии развития обонятельного мозга (обонятельной луковицы и обонятельного тракта), возникающего путем эвагинации полости бокового желудочка конечного мозга.

Об отношении входящих в состав «обонятельного мозга» формаций к функции обоняния можно до известной степени судить по корреляции с величиной этих формаций величины обонятельной луковицы. Произведенные в этом направлении измерения показывают, что корреляция величины обонятельной луковицы с величиной новой коры отрицательна, корреляция величины обонятельной луковицы с аллокортексом положительна, но невелика, причем ее корреляция с величиной старой коры близка к нулю, и только корреляция величины обонятельной луковицы с величиной древней коры выражается большой положительной цифрой, но и здесь ■ основном за счет главным образом весьма большой ее корреляции с величиной препириформной области и обонятельного бугорка.

Уже исходя из этих данных, можно было бы предполагать, что обонятельные функции тесно связаны только с древней корой и притом не со всеми ее областями. О том же говорят и результаты ходологического эксперимента (выявление перерожденных проводящих путей при повреждении тех или иных областей мозга) и физиологических и электрофизиологических исследований. По приводимой Бродалом (Brodal, 1947) сводке литературы, касающейся ходологии (экстирпация обонятельной луковицы), к первичной обонятельной коре следует относить только препириформную и периамигдаллярную кору и обонятельный бугорок, прямые связи септальной области (перегородки) с обонятельной луковицей сомнительны, но возможна связь *septum* с обонятельным бугорком. По более поздней сводке Прибрама и Кругера (Pribram, Kruger, 1954), экстирпация обонятельной луковицы вызывает перерождение волокон передней спайки и волокон, направляющихся к препириформной и периамигдаллярной областям и к обонятельному бугорку, и не ведет к перерождениям в *septum*, в миндалевидных ядрах, в энторинальной и лимбической областях и в гиппокампе. Волокна из периамигдаллярной области достигают некоторых отделов перипалеокортикальной зоны, отграничивающей древнюю кору от новой коры, и ядер миндалевидного комплекса, а последние посылают волокна к *septum* и к вентромедиальным ядрам гипоталамуса. По тем же сводным данным электростимуляция обонятельной луковицы всегда дает положительный эффект в латеральной обонятельной извилине, в периамигдаллярной области и почти всегда в обонятельном бугорке.

Но и эти области, имеющие, таким образом, весьма близкое отношение к обонянию, все же нельзя рассматривать только как обонятельные. Как и весь конечный мозг позвоночных на ранних стадиях филогенеза, они представляют собою не только место окончания обонятельных волокон, но и весьма сложный в функциональном отношении центр, где обонятельные импульсы коррелируют с различными другими импульсами — вкусовыми, висцеральными, возможно и протопатическими.

тическими. Исследования Пенфилда и Джаспера (Penfield a. Jasper, 1954) показывают, что электрораздражение островка человека в области, соответствующей палеокортикальным и перипалеокортикальным формациям, вызывает различного рода ощущения в брюшной полости, тошноту, урчание, отрыжку, позывы к дефекации, на основании чего авторы локализуют здесь представительство пищеварительного тракта. По данным тех же авторов, раздражение миндалевидного ядра вызывает у человека не только возникновение обонятельных ощущений, но и сложных актов сосания и глотания. С этими данными согласуются и результаты эксперимента на животных. Макне и Сегундо (Macne, Segundo, 1956) нашли, что обонятельные раздражения вызывают в миндалевидном ядре разряды тотчас, а соматические и зрительные только с более или менее продолжительным латентным временем, а Шили и Пил (Shealy, Peale, 1957) обнаружили у кошек при раздражении миндалевидного ядра саливацию, увеличение кислотности желудочного сока и перистальтики, мочеиспускание и дефекацию, усиленные сокращения матки, эрекцию и эякуляцию, а наряду с этими висцеральными реакциями также жевательные движения и движения языка. В целом все эти данные показывают, что древняя кора находится, по крайней мере в известных своих областях, в ближайшем отношении к функциям обоняния и к тесно связанным с ними пищеварительным и уrogenитальным реакциям, т. е. к реакциям весьма филогенетически древним, так же как весьма филогенетически древним является и тип строения соответствующих архитектурных формаций (полуотделенная кора).

Гораздо более сложен вопрос об отношении к функции обоняния архикортекса, или старой коры, и периархикортекса, отделяющего ее от новой коры. Капперс (Kappers, 1921) рассматривает архипаллиум как третичный обонятельный центр и притом не только у рептилий, но и у млекопитающих, лимбическая и ретроспленальная области которых причисляются им к областям, ведающим обонятельными корреляциями, только на том основании, что они располагаются между новой и старой корой. Однако этому утверждению противоречат данные как ходологического, так и физиологического эксперимента. Уже Кахал (Cajal, 1909—1911) считал важнейшим источником афферентации гиппокампа (аммонов рог, старая кора) энторинальную область, указывая и то же время, что эта область не получает обонятельных волокон, с чем согласуются и последующие данные. Как указывает в своем обзоре Бродал, нет доказательств и пользы того, что гиппокамп получает волокна из миндалевидного ядра, из препириформной области (латеральная обонятельная извилина) или из обонятельного бугорка. Не исключается, правда, возможность связей препириформной и периамигдаллярной коры с энторинальной корой, но она до сих пор никем не обнаружена.

В целом, на основании литературы автор, не исключая возможности участия небольшого контингента обонятельных импульсов в деятельности энторинальной области и гиппокампа, все же считает более резонным предположение, что эти области имеют отношение к автономным функциям (в смысле их кортикального контроля), чем пред-

положение об их связи с функцией обоняния. Большой интерес представляют для решения вопроса работы по экстирпации и среди них особенно интересна работа Барда и Маршалла (Bard, Marschall, 1937), удалявших у кошек не только всю новую кору, но и гиппокамп и энторинальную область. Авторы приходят к выводу, что для обоняния и пищевых реакций даже и сложного характера достаточно сохранения базальных обонятельных полей. Аллен (Allen, 1940), обнаружив, что двустороннее разрушение гиппокампа так же как и двусторонняя перерезка свода не уничтожают у собаки условных обонятельных рефлексов, полагает, что обонятельная дискриминация связана с «пириформно-амигдалярными» формациями, разрушение которых делает ее невозможной. Следует указать, что у человека Пенфилд и Джаспер раздражали гиппокампову извилину много раз, но ощущение запаха не возникало.

В целом следует полагать, что если на ранних этапах развития позвоночных весь конечный мозг находится под доминирующим влиянием первичных (непосредственно приходящих из обонятельной луковицы) обонятельных импульсов (так, видимо, дело обстоит у *Anamnia*), то в последующем в нем возникают центры, воспринимающие вторичные обонятельные импульсы («третичные центры» по Капперсу), а еще далее преобладающее значение получают необонятельные импульсы, причем не только новая, но и старая кора млекопитающих или полностью или во всяком случае в значительной степени утрачивают отношение к обонятельным функциям.

Вопрос о необонятельных функциях гиппокампа много раз обсуждался в литературе. И здесь прежде всего следует указать на работы по ходологии и среди них особенно на работу Наута (Nauta, 1958), обнаружившего у кошек при повреждении гиппокампа весьма обширные эфферентные его связи с септальной и преоптической (видимо диагональной) областями, с некоторыми роstralными таламическими клеточными группами, с латеральной гипоталамической областью, с мамиллярным телом, с роstralным отделом центрального серого вещества среднего мозга. Прямые гиппокампо-мезэнцефалические связи дополняются гораздо более массивными вторичными путями, возникающими в септальной области, в латеральной преоптической и гипоталамической областях и в мамиллярном теле. Связи с средним мозгом реципрокны, в их состав входят и восходящие пути, частью идущие в гиппокамп и в миндалевидное ядро. В целом эти данные указывают на тесную связь гиппокампа с диэнцефальными и мезэнцефальными отделами ретикулярной формации и хорошо согласуются со многими физиологическими работами. Среди них особенно следует указать на появившуюся еще в 1937 г. работу Папеса (Papez), где освещаются некоторые анатомические, клинические и экспериментальные данные, касающиеся гиппокампа, лимбической извилины, гипоталамуса и их связей. Хотя эти структуры, по словам автора, и представляются обычно как относящиеся к той или иной фазе функции обоняния, однако, по его мнению, нет никаких доказательств в пользу этого взгляда. Сам Папес полагает, что указанный комплекс формаций представляет собой анатомическую базу эмоций, включая в это

понятие процессы как эмоционального действия, так и эмоционального чувствования. В гиппокампе формируется центральный эмоциональный процесс, далее он передается к мамиллярному телу и отсюда, через переднее ядро таламуса, к лимбической коре, являющейся также рецептивной областью для гипоталамических импульсов. Радиация эмоционального процесса от лимбической доли к остальным областям коры придает эмоциональную окраску всем психическим процессам, где бы они ни происходили. О связи гиппокампа с эмоциональным поведением свидетельствуют и более поздние работы. Мак Лин и Дельгадо (Mc Lean, Delgado, 1953) наблюдали при раздражении гиппокампа вблизи от миндалевидного ядра проявления обороны, гнева и агрессии. В пользу того же говорит и относящаяся к значительно более раннему времени известная работа Клювера и Бюси (Kluver, Bucy, 1939), где у макака разрушался, однако, не только гиппокамп, а повреждались также и миндалевидное ядро, крючковидная извилина и височная доля, вслед за чем возникало ослабление реакций гнева и страха. Сюда же относится и ряд последующих работ сходного характера.

Но гиппокамп имеет отношение не только к эмоциональному поведению, а и к регуляции двигательных функций, но не дискретных, как новая кора, а глобальных. Об этом свидетельствуют и упоминавшиеся выше данные ходологического эксперимента, указывающие на близкую связь гиппокампа с ретикулярной формацией, которая является субстратом не только витальных функций, имеющих столь большое значение для эмоционального действия, но и общих двигательных реакций типа рефлексов положения и установочных рефлексов (рефлексы Магнуса — Клейна), ориентировочных реакций и т. д. Очень четкое обнаружение нашло отношение старой коры к глобальной моторике уже в относящихся к 1922 г. экспериментах Бегли и Рихтера (Bagley, Richter, 1922) с электростимуляцией архикортекса у рептилий. Большой интерес в этом отношении представляет и известная со времени Мейнерта (Meunert) связь с поражением клеток аммонова рога генуинной эпилепсии (Братц — Bratz, 1899), поскольку эпилептический припадок представляет собою максимально глобальный двигательный разряд. За последнее время много внимания уделяется электрофизиологическим исследованиям, обнаруживающим реципрокные тормозные отношения гиппокампа с ретикулярной формацией и отношение гиппокампа к ориентировочной реакции в процессе образования условного рефлекса (Лишак и Граштиан — Lissak, Grastyan, 1958). Все эти данные свидетельствуют о том, что старая кора имеет значение не только для эмоционального поведения, но и для глобальной моторики. Следует, впрочем, отметить, что отличие этих форм поведения друг от друга в значительной мере условно, и вспомнить, что И. П. Павлов обозначал эмоции как сложнейшие безусловные рефлексы.

В целом «обонятельный мозг» только в известных своих отделах имеет непосредственное отношение к обонянию, причем и в этих отделах он является субстратом не только обонятельных, но и связанных с ними вкусовых и висцеральных (пищевых, урогенитальных) функций. Архикортекс и периаρχикортекс представляют собою субстрат более

сложных функций, чем палеокортекс и перипалеокортекс, и менее сложных, чем новая кора, для которой особенно характерны дискретные и эпикритические функции. Вопрос о функциональных особенностях, характеризующих отдельные дробные формации (области и поля), входящие в состав как архикортекса и периархикортекса, так и палеокортекса и перипалеокортекса, пока еще почти совершенно не выяснен, для его решения необходимы дальнейшие ходологические и физиологические исследования, проводимые с тщательным учетом архитектурных данных. Но и высказанные выше положения, касающиеся характеристики функций основных отделов «обонятельного мозга», могут быть приняты только в очень общей форме, поскольку мозг всегда работает как единое целое, хотя, разумеется, и при весьма различной доле участия составляющих его компонентов.

БОРОЗДЫ И ИЗВИЛИНЫ

Борозды и извилины в области древней, старой и межуточной коры закладываются гораздо раньше, чем борозды и извилины новой коры, и ясно выражены у человека уже к началу 5-го месяца внутриутробной жизни. Следует указать, что они хорошо развиты и у тех млекопитающих, у которых новая кора их лишена (лиссэнцефалы), а некоторые из них намечаются и у рептилий. Их особенностью является также и точное их соответствие архитектурным формациям, границы которых в новой коре с бороздами большей частью не совпадают.

Как показывает рис. 122, уже на 5-м месяце внутриутробной жизни имеются все борозды, характеризующие «обонятельный мозг» взрослого человека, где они в сильной степени перекрываются новой корой и в значительной мере недоступны непосредственному обзору. Самый передний отдел обонятельного мозга занимает обонятельная луковица (ВО), на этой стадии развития с очень еще коротким и широким обонятельным трактом, *tractus olfactorius*. В дальнейшем обонятельный тракт удлиняется и обонятельная луковица в соответствии с этим значительно продвигается вперед. Ясно видна обонятельная борозда, *sulcus olfactorius*, простирающаяся кпереди за пределы обонятельной луковицы. Расширенная каудальная часть обонятельного тракта образует обонятельный треугольник, *trigonum olfactorium*, кзади от которого отходят под очень тупым углом (на ранней стадии почти поперечно) медиальная обонятельная извилина, *gyrus olfactorius medialis (gom)*, занятая редуцированным передним отделом старой коры (*taenia tecta*), и латеральная обонятельная извилина, *gyrus olfactorius lateralis (gol)*, занятая перипириформной областью (древняя кора, переход к перипалеокортексу). Латеральная обонятельная извилина направляется, образуя загиб, *angulus*, кзади к полулунной извилине, *gyrus semilunaris (sl)*, занятой периамигдаллярной областью (древняя кора). Переднюю границу латеральной обонятельной извилины образует передняя ринальная борозда, *sulcus rhinalis anterior (ra)*, а заднюю границу обеих обонятельных извилин — дугообразная борозда обонятельного мозга, *sulcus arcuatus rhienencephali*.

Кзади от дугообразной борозды располагается переднее продырявленное пространство, *substantia perforata anterior*, передний отдел которого представлен обонятельным бугорком, *tuberculum olfactorium* (*T*), а задний — диагональной областью или связкой *ligamentum diagonale* (*ld*), переходящей на медиальной поверхности полушария в прилежащую к *lamina terminalis* подмозолистую извилину Цукеркандля, *gyrus subcallosus* (рис. 123, *c*). Обе эти области, так же как и периамигдаллярная и препириформная, относятся к древней коре, в состав которой входит и перегородка, *septum*, располагающаяся на медиальной поверхности полушария, между сводом и мозолистым телом.

Старая кора (аммонова кора, зубчатая фасция) максимального развития достигает в отделе, расположенном в глубине гиппокамповой борозды (см. рис. 122, *fh*). В области крючковидной извилины, *uncus* (рис. 122, 123, *U*), представляющей собой загиб кзади переднего конца гиппокамповой извилины (рис. 122, *gh*) аммонова кора и зубчатая фасция выходят на свободную поверхность, причем первая образует здесь интралимбическую извилину Ретциуса, *gyrus intralimbicus* (рис. 123, *gi*), а вторая — расположенный поперечно впереди от интралимбической извилины узкий тяж Джакомини, *ligamentum giacomini* (рис. 123, *g*). Выходят на свободную поверхность аммонова кора и зубчатая фасция и в ретроспленальном отделе. На верхнюю стенку мозолистого тела переходит только аммонова кора, сильно здесь редуцированная (*taenia tecta*). В этой области она представлена продольными клеточными тяжами, *striae longitudinales medialis* и *lateralis* и соединяющим их *indusium corporis callosi*.

Под коленом мозолистого тела *taenia tecta* занимает коленчатую извилину, *gyrus geniculatus* (рис. 123, *b*), расположенную впереди от подмозоистой извилины (диагональная область, рис. 123, *c*) и кзади от парolfакторного поля Брока (см. рис. 123, *A*), занятого в известной своей части периамигдаллярной корой. На основании полушария она переходит, как уже указывалось, в медиальную обонятельную извилину (рис. 122, *gom*).

Перипалеокортикальная зона, отделяющая новую кору от древней, занимает нижний отдел или порог островка, *limen insulae* (рис. 122, *In*) и граничит с препириформной областью. Периамигдаллярная зона, отделяющая новую кору от старой, включает в свой состав энторинальную и пресубикулярную область. Энторинальная область занимает, во-первых, гиппокампову извилину, *gyrus hippocampi* (рис. 122, *gh*), ограниченную снаружи задней ринальной бороздой, *sulcus rhinalis posterior* (рис. 122, *rp*) и, во-вторых, небольшую извилину *gyrus ambiens* (рис. 122, *amb*), расположенную кнаружи от упоминавшейся выше полулуной извилины (рис. 122, *sl*) и отделенную от нее полукольцевой бороздой *sulcus semianularis* (рис. 122, *sa*). Пресубикулярная область занимает медиальную губу гиппокамповой извилины (переход в гиппокампову борозду), в сильно редуцированном и модифицированном виде сопровождает также и *taenia tecta*, располагаясь на верхней стенке борозды мозолистого тела, а под его коленом — впереди от коленчатой извилины, в области парolfакторного поля Брока.

Развитие
нетическому
генезе и сам
стенки конеч
ных масс и к
развития у чел

Обонятель
развития мозга
но дифференц
ляется вполне
луного месяца
и часть ее, рас
торой в послед
лая, видимо, з
отграничены д
шем обонятель
формной облас
и делится на д
терально-ростр
ный слой в обо
женным, так
пластинки от п
няется и густо
рой хотя и уве
лярный характ
ляется как от
диагональной о
мозга человека,
весьма широким

Диагональ
вития, как уж
отдела древней
частью, соответ
пластинкой (гл
нечетко, более
сяца. В даль
формации: н
(6 луных ме
ным бугорком
пластинки и п
ставляет собой
(см. ниже) и у
ясно отличается
и незначительно
клеток подлежа
в поле D² этот

15 Под ред. С. А.

ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА

Древняя кора (палеокортекс)

Развитие древней коры полностью соответствует основному биогенетическому закону. Эта кора, всего ранее появляющаяся в филогенезе и самая близкая по структуре к древнейшему типу строения стенки конечного мозга (наличие только перивентрикулярных клеточных масс и краевого слоя), формируется всего ранее и в процессе развития у человека.

Обонятельный бугорок. Обонятельный бугорок и в ранней стадии развития мозга человека занимает ростральный отдел древней коры, но дифференцировка его от диагональной области еще не представляется вполне ясной, хотя и в этом возрасте (гл. I, рис. 5, начало 3-го лунного месяца) соответствующая территория не является однородной и часть ее, расположенная ближе к комиссуральной пластинке, из которой в последующем развивается *septum*, более разрежена, представляя, видимо, закладку диагональной области. Более ясно обе области отграничены друг от друга в конце 3-го лунного месяца. В дальнейшем обонятельный бугорок очень четко отделяется как от препириформной области (снаружи), так и от диагональной области (снутри) и делится на два основных поля: медиально-каудальное поле T^1 и латерально-ростральное поле T^2 (рис. 8, гл. I, 4 лунных месяца). Зональный слой в обоих полях остается и у взрослого человека слабо выраженным, так же как слабо выражена отделенность его корковой пластинки от подлежащего серого вещества (*striatum*). Стойко сохраняется и густо- и мелкоклеточность корковой пластинки, клетки которой хотя и увеличиваются в размере, но и у взрослого имеют гранулярный характер, благодаря чему обонятельный бугорок резко отделяется как от весьма крупноклеточной в поздних стадиях развития диагональной области (см. Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека, табл. 186, 1949), так и от препириформной области с ее весьма широким зональным слоем (латеральная обонятельная извилина).

Диагональная область. Диагональная область в ранней стадии развития, как уже указывалось, соответствует той части рострального отдела древней коры, которая расположена между латеральной ее частью, соответствующей обонятельному бугорку, и комиссуральной пластинкой (гл. I, рис. 5), но отграничение ее в этой стадии еще очень нечетко, более ясным оно становится только в конце 3-го лунного месяца. В дальнейшем диагональная область делится на две основные формации: наружное поле D^1 и внутреннее поле D^2 . На рис. 124 (6 лунных месяцев) четко выступает поле D^2 на границе с обонятельным бугорком, резко от него отличное по величине клеток корковой пластинки и по гораздо меньшей ее густоклеточности. Поле D^1 представляет собою переход от поля D^2 к периамигдаллярному полю Pmt (см. ниже) и уже в возрасте 5 лунных месяцев (180 мм т. к. длины) ясно отличается от поля D^2 большим богатством малыми клетками и незначительностью захода в корковую пластинку типических больших клеток подлежащей безымянной субстанции Рейхерта, в то время как в поле D^2 этот заход весьма значителен (рис. 125). В дальнейшем

контраст становится еще более резким ■ связи с сильным увеличением клеток Рейхерта. Рострально поле D^1 вытесняется обонятельным бугорком, в то время как поле D^2 тянется далеко кпереди, занимая формирующуюся в более позднем периоде развития подмозолистую извилину Цукеркандля (см. рис. 124). Типической диагональной формацией является поле D^2 , поле D^1 представляет собой по существу переход от поля D^2 к периамигдаллярной области и могло бы быть обозначено в соответствии с этим как перидиагональная формация.

Периамигдаллярная область. Периамигдаллярная область ясно выделяется благодаря своей связи с миндалевидным ядром уже ■ ранней стадии развития мозга человека (начало 3-го лунного месяца, рис. 126). На этом этапе она занимает каудальный отдел древней коры и располагается кзади от striatum, как это имеет место в дефинитивной стадии низших млекопитающих (еж) и особенно рептилий. В дальнейшем она смещается кпереди, в соответствии со смещением амигдаллярного комплекса и ■ поздних стадиях развития занимает ■ основном положение не каудально, а вентрально от striatum. Смещение это, как уже указывалось выше, обусловливается изгибом конечного мозга ■ ростом кпереди височного полюса.

Характерным признаком периамигдаллярной области, резко отличающим ее от обонятельного бугорка уже в ранней стадии развития, является наличие хорошо выраженного зонального слоя (см. рис. 126). В той же ранней стадии могут быть выделены три периамигдаллярных поля, причем наружное поле P^1 характеризуется корковой пластинкой, структурно отличающейся от миндалевидного ядра и отделяющейся от него прослойкой разреженного серого вещества, хотя полной деляминации здесь еще нет.

В дальнейшем, уже в возрасте 4 лунных месяцев, ясно выявляется деление периамигдаллярной области на четыре поля (рис. 127), сохраняющееся и у взрослого: медиальное поле, Pmt , латеральные поля Pml^1 и Pml^2 и наружное поле Pe , граничащее кнаружи с переходным к энторинальной области полем ert (ср. также рис. 128, 6 лунных месяцев). В поздних стадиях развития это деление еще более подчеркивается вследствие дифференцировки клеточных элементов, различной ■ различных периамигдаллярных формациях. У взрослого (см. Атлас цитоархитектоники, табл. 184) поле Pmt характеризуется мелкоклеточностью, поле Pml^1 — очень большими клетками, ■ поле Pml^2 клетки меньше по размеру и расположены более разреженно, что ясно видно уже в возрасте 4 лунных месяцев (см. рис. 127).

Помимо указанного выше смещения периамигдаллярной области, в процессе развития ■ направлении кпереди необходимо указать и на ее смещение с основания полушария, где она располагается в раннем онтогенезе (см. рис. 126), на медиальную его поверхность, чего еще нет ■ конце 3-го лунного месяца, но что уже почти полностью выражено в стадии 4 лунных месяцев (см. рис. 127).

Препириформная область. Препириформная область намечается уже в ранней стадии развития (гл. I, рис. 5, начало 3-го лунного месяца) как переходная формация от перипалеокортикальной зоны к обонятельному бугорку. Она характеризуется отсутствием сплош-

ной компактной корковой пластинки, типичной в этой стадии для неокортекса, и подлежащим сгущенного наружного подслоя межуточного слоя стенки полушария. Свой переходный характер препириформная область сохраняет и в дальнейшем. В начале 4-го лунного месяца она четко отличается от обонятельного бугорка наличием обособленной корковой пластинки и большой шириной зонального слоя, а от новой коры отделяется лишенной корковой пластинки перипалеокортикальной формацией ii^o (ср. гл. I, рис. 8, 4 лунных месяца). В возрасте 6 лунных месяцев занимаемая корковой пластинкой препириформной области латеральная обонятельная извилина перекрывает рострально снизу обонятельный бугорок (ср. рис. 124).

Начиная со стадии 4 лунных месяцев и несколько ранее препириформная область делится на две основные формации: внутреннюю формацию Pr^2 с весьма широким зональным слоем и с корковой пластинкой, прерывисто сгущающейся в полях Pr^2a и Pr^2b и разреженной в поле Pr^2 (гл. I, рис. 8, рис. 124), и наружную формацию Pr^1 с типичной компактной, узкой корковой пластинкой. Эти основные признаки сохраняются и во всем дальнейшем процессе развития, несмотря на происходящие в этом периоде в связи с загибом конечного мозга и формированием височного полюса большие топографические сдвиги соответствующих формаций. Следует отметить при этом дифференцировку в последующих стадиях развития формаций, составляющих переход от препириформной области к периамигдалярной и представляющих структурное сходство со строением обеих областей (поля Ppm , Ppl^1 и Ppl^2 , отличающиеся от соответствующих полей периамигдалярной области особенно расширением зонального слоя). Необходимо указать также, что в поздних стадиях пренатального онтогенеза и у взрослого переходные поля Ppl^1 и Ppl^2 в их ростральном отделе сливаются в единое поле Ppl , так же как единое поле Pml^3 образуют в ростральном отделе периамигдалярные поля Pml^1 и Pml^2 (рис. 125, 5 лунных месяцев).

Септальная область. Septum закладывается, как указывалось выше, в комиссуральной пластинке, соединяющей уже в ранних стадиях развития оба полушария в их ростральном отделе и располагающейся дорсально от терминальной пластинки, которая вентрально граничит с хиазмальной пластинкой. В комиссуральной же пластинке закладываются передняя комиссура и мозолистое тело. Закладка обеих комиссур в комиссуральной пластинке ясно видна на рис. 2, гл. I (по Гохштеттеру, т. к. длина — 68 мм). В последующем в соответствии с далеким ростом кзади комиссуральной пластинки возрастает и рострокаудальная длина септальной области.

Перипалеокортикальная зона

Перипалеокортикальная зона окружает древнюю кору, отделяя ее от новой коры. Она ясно выявляется как обособленное образование уже на рис. 5, гл. I (начало 3-го лунного месяца), отличаясь от новой коры менее плотным и в то же время островчатым строением корковой пластинки и ее сужением в направлении к древней коре.

В препириформной области островчатость и разреженность корковой пластинки еще более возрастают, так что и топографически и структурно эта область представляет собой переход от собственно перипалеокортикальной зоны к типической древней коре.

В возрасте 4 лунных месяцев и несколько ранее перипалеокортикальная зона делится на ряд полей: ii , ii^0 , ii^1 , ia , il и деление это удерживается и в дальнейшем, хотя строение их и претерпевает при этом значительные изменения.

Наиболее близкими к новой коре и по положению, и по строению являются поля ii и il , а наиболее близким к древней коре поле ii^0 . Корковая пластинка поля ii представляет собой чрезвычайно типическое клинообразное сужение неокортикальной пластинки в направлении к полям ii^0 и ii^1 (гл. I, рис. 8). Поле ii^0 очень бедно клетками и в своем нижнем отделе представляет полный отрыв неокортикальной пластинки от корковой пластинки поля Pp^1 древней коры (наружный отдел препириформной области). Поле ii^1 , сменяющее рострально поле ii^0 , характеризуется четкой, хотя и неплотной, узкой корковой пластинкой и впереди переходит в медиальном направлении в поле ia (рис. 129, 4 лунных месяца), характеризующееся корковой пластинкой также узкой, но более плотной и отделяющее от новой коры передний край препириформной области.

В целом, во всем процессе развития перипалеокортикальная, или переходная инсулярная, зона представляет собой прекрасный пример переходной структуры, состоящей из целого ряда формаций, осуществляющих последовательно, хотя и прерывисто, этот переход (см. также гл. X, «Инсулярная область»).

Старая кора (архикортекс)

Старая кора располагается на медиальной стенке полушария, гранича снизу с медулярным лимбом, образующим в дальнейшем свод, а сверху с отделяющей ее от новой коры периархикортикальной зоной. В дальнейшем в образующемся вследствие изгиба конечного мозга височном отделе полушария соотношения соответственно меняются, и старая кора граничит здесь сверху с бахромкой — *fimbria*, являющейся продолжением свода, а снизу с периархикортикальной зоной.

Уже в ранней стадии развития (рис. 5, гл. I, начало 3-го лунного месяца) зона старой коры (A) резко отличается от неокортикальной зоны (NC) гораздо меньшей шириной материнского слоя и отсутствием корковой пластинки, формирующейся только на протяжении 3-го лунного месяца. Но и в конце 3-го лунного месяца архикортикальная зона резко отличается от неокортикальной гораздо более широким зональным слоем, гораздо меньшей плотностью корковой пластинки и гораздо меньшей шириной материнского слоя.

В начале 4-го лунного месяца эти признаки сохраняются (гл. I, рис. 6). Зональный слой старой коры очень широк, корковая пластинка и материнский слой гораздо уже, чем в новой коре, межзучный слой имеет своеобразное сетчатое строение, которого нет в новой коре. Как весьма важный признак выступает перекрытие ар-

хикортикальной пластинки неокортикальной пластинкой в периахикортикальной зоне (РА), в пределах которой неокортикальная пластинка клинообразно суживается в направлении книзу, а ахикортикальная — в направлении кверху (так называемое латеральное перекрытие). В конце 3-го лунного месяца это расщепление, появляющееся в онтогенезе гораздо ранее, чем расслоение неокортикальной пластинки, и не имеющее с ним ничего общего, отсутствует, но его появление в начале 4-го лунного месяца (и несколько ранее) все же явным образом указывает на гетерогенность обеих корковых пластинок, которые и закладываются, как это показывает стадия 35 мм теменно-копчиковой (т. к.) длины (начало 3-го лунного месяца), совершенно различным образом и различными темпами. В дальнейшем процессе развития латеральное перекрытие оказывается четко выраженным и в нижнем отделе периахикортикальной зоны (*limes duplex*, см. ниже).

В соответствии с изгибом конечного мозга и продвижением кпереди височного полюса продвигается кпереди и нижний отдел дугообразно располагающейся ахикортикальной зоны, нижний конец которой, как и в ранних стадиях развития, соприкасается с периамигдалярной областью, а передний переходит в обонятельный треугольник, занятый ретробульбарной формацией. В соответствии с изгибом конечного мозга и закладкой и ростом кзади мозолистого тела находится и деление старой коры на ее основные отделы: нижний, или височный, задний, или ретроспленальный, верхний, или супракаллозальный, и передний, или субгенуальный.

Нижний отдел обнаруживает в процессе развития богатую дифференцировку на аммонову область (аммонов рог, А) с ее полями (*subiculum*, секторы h^1 — h^5) и зубчатую фасцию *FD*. В конце 3 лунного месяца эта дифференцировка еще отсутствует и старая кора представлена единой формацией с разреженной корковой пластинкой, с широким зональным и узким материнским слоем. В начале 4-го лунного месяца деление на аммонову область (А) и *FD* очень ясно в заднем отделе старой коры (гл. I, рис. 6), который в дальнейшем переходит в значительной своей части, вследствие роста кзади мозолистого тела, в нижний ее отдел. В собственном нижнем отделе в возрасте 4 лунных месяцев ясно выступает и дифференцировка аммоновой области на основанные ее поля (*subiculum*, h^1 — h^5 , рис. 130). Большой интерес в этой стадии представляет сложный характер строения аммоновой области, под корковой пластинкой которой располагается клеточный слой int^2 , отделенный в секторе h^1 от корковой пластинки светлой прослойкой, а в секторах h^2 — h^5 сливающийся с ней и представляющий собой ее нижний разреженный подслой (рис. 130, 131, 132). Наличие слоя int^2 остается очень ясным и в стадии 4½ лунных месяцев (150 мм т. к. длины), в 5 лунных месяцев он разрезается, в 6 лунных месяцев едва местами намечен, а в постнатальном онтогенезе полностью отсутствует.

В более поздних стадиях развития деление старой коры на области и поля остается четким и обуславливается различиями в плотности и ширине их корковой пластинки, а в дальнейшем и различиями в форме и величине ее клеток, которые начинают дифференцироваться

в старой коре значительно раньше, чем в новой, и притом неодинаково в различных формациях: в секторе h^2 ■ 4 лунных месяца клетки уже хорошо пирамидизированы, в секторе h^1 значительно слабее, в subiculum лучше, чем в секторе h^1 , в секторах h^4 и h^5 пирамидизированы слабо. У новорожденного соотношения уже иные: клетки все еще имеют наибольшую величину в секторах h^2 и h^3 , но они достигают значительной величины и в секторах h^4 ■ h^5 . У взрослого клетки аммоновой области достигают еще большей величины, причем еще более ослабевает контраст величины клеток сектора h^2 и клеток секторов h^4 и h^5 , клетки же сектора h^1 и у взрослого меньше по величине, чем клетки сектора h^2 , особенно в каудальном отделе (ср. Атлас цитоархитектоники, табл. 188).

В ранних стадиях развития корковая пластинка аммоновой области в нижнем ее отделе выпрямлена, но уже в возрасте 5 лунных месяцев ясно выражена ее извилистость, в дальнейшем возрастающая (гл. I, рис. 7, у взрослого; см. Атлас цитоархитектоники, табл. 188). Выпрямленной во всем процессе онтогенеза корковая пластинка остается только в ростральном отделе (поле Aa, рис. 7, гл. I), где она не подразделяется на секторы.

Ретроспленальный отдел старой коры имеет ■ возрасте $3\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}$ лунных месяцев большую росто-каудальную протяженность в соответствии с малой в этих стадиях длиной мозолистого тела. В дальнейшем вследствие все большего роста мозолистого тела и увеличения изгиба конечного мозга ретроспленальный отдел в значительной каудальной своей части смещается в нижний, или височный, отдел и занимает, таким образом, в поздних стадиях только сравнительно очень небольшую территорию. Но и у взрослого старая кора в ретроспленальном отделе сохраняет ясное деление на аммонову область (подмозолистые извилины Ретциуса и фасциоллярная извилина) и зубчатую фасцию (зубчатая извилина).

В супракаллозальном отделе зубчатая фасция перестает выделяться. На поверхность мозолистого тела переходит только аммонова область, причем ее секторы и subiculum сильно редуцируются (taenia tecta). Subiculum ■ 5 лунных месяцев (рис. 133) и здесь резко отличается от praesubiculum разреженностью своей корковой пластинки. Сужена корковая пластинка и в секторе h^1 и в секторе h^2 , секторы h^4 и h^5 образуют скопление клеток в виде валика. В ростральной части супракаллозального отдела секторы h^4 и h^5 перестают выделяться. В субгенуальном отделе taenia tecta вообще утрачивает деление на секторы (см. рис. 129, A) и, далее, располагаясь впереди от диагональной области, переходит в ретробульбарную формацию. На всем этом протяжении она характеризуется большей шириной клеточной пластинки, чем в супракаллозальном отделе.

Периархикортикальная зона

На всем своем протяжении старая кора отделена от новой коры периархикортикальной зоной. Как и окружаемая ею старая кора, она в соответствии с увеличением в процессе развития изгиба конечного мозга

и ростом кзади мозолистого тела делится на нижний, или височный, задний, или ретроспленальный, верхний, или супракаллозальный, ■ передний, или субгенуальный, отделы.

Единая ■ ранних стадиях развития периаархикортикальная зона позднее делится в нижнем отделе, где дифференцировка ее, как ■ старой коры, особенно типична, на две структурно сильно отличные друг от друга области — пресубикулярную и энторинальную. В остальных отделах периаархикортикальная зона, как и старая кора, сильно редуцируется и представлена только пресубикулярной областью, притом сильно модифицированной структурно (перитектальные формации, см. гл. XI).

И в пресубикулярной, и в энторинальной областях имеет место деление корковой пластинки на три основных слоя: на *lamina interna (int)*, соответствующую архикортикальной пластинке, и на *lamina externa (ext)* и *lamina media (m)*, соответствующие неокортикальной пластинке, перекрывающей архикортикальную пластинку, как об этом уже упоминалось выше (рис. 6, 7). Характерно для периаархикортикальной зоны также наличие светлых прослоек или диссекант (*laminae dissecantes*). Более поверхностная диссеканта, *Diss*¹, располагается в пределах слоя *m*, а более глубокая диссеканта, *Diss*², отделяет неокортикальную пластинку от архикортикальной. Дифференцировка слоев и диссекант различна в различных областях, так же как различен и характер их строения, что обуславливает в поздних стадиях развития весьма дробное их деление, особенно энторинальной области, на подобласти и поля.

В ранней стадии развития (рис. 5, гл. I, начало 3-го лунного месяца) периаархикортикальная зона, как уже указывалось, едина, но и здесь она представляет совершенно ясный переход от старой коры к новой: корковая пластинка, отсутствующая в архикортикальной зоне, в периаархикортикальной зоне *РА* уже намечается, хотя и слабо, стенка мозга вообще богаче клетками, чем в старой коре, материнский слой, клинообразно суживаясь, переходит в очень узкий материнский слой старой коры. В конце 3-го лунного месяца, когда уже начинает формироваться корковая пластинка и в области старой коры, периаархикортикальная зона сохраняет тот же переходный характер. Ее корковая пластинка выделяется более четко, чем в старой коре, хотя и ■ этой стадии она менее плотна и широка, чем ■ новой коре. В начале 4-го лунного месяца переходный характер периаархикортикальной зоны выступает еще более резко благодаря уже упоминающемуся выше (см. рис. 6, гл. I) расщеплению гетерогенных неокортикальной и архикортикальной пластинок.

В 4 лунных месяца ясно выступает деление периаархикортикальной зоны в нижнем ее отделе на располагающуюся ближе к новой коре энторинальную область и на располагающуюся ближе к старой коре пресубикулярную область (см. рис. 130).

Пресубикулярная область. Пресубикулярная область уже в 4 лунных месяца четко делится на два поля: на располагающееся ближе к *subiculum* поле *Psb1* ■ на располагающееся ближе к энторинальной области поле *Psb2* (см. рис. 130). В поле *Psb1* ясно видно деление

наружного отдела корковой пластинки, клинообразно суживающегося в направлении к subiculum, на радиальные столбики, что вообще очень характерно для этой формации и в дальнейшем процессе развития. В поле *Psb2* деление на радиальные столбики отсутствует. В возрасте 5 лунных месяцев деление на столбики в *Psb1* выступает еще резче и очень четко, особенно в *Psb1*, выделяется *Diss*², отделяющая архикортикальную пластинку от неокортикальной. Характерно и слияние *ext* и *m* (*ext+m*), также яснее выраженное в *Psb1*. В связи с дифференцировкой клеток контраст между слоями *ext+m*, где клетки сохраняют гранулярный характер, и *int*, где они гораздо крупнее, возрастает (ср. у взрослого, Атлас цитоархитектоники, табл. 190 и 191). В самой роstralной части нижнего отдела поля *Psb1* и *Psb2* сливаются в единое поле *Psba*, что хорошо видно уже в 5 лунных месяцев (см. гл. I, рис. 7). То же слияние в единую формацию имеется в роstralном отделе и у взрослого.

В целом, за исключением этой роstralной части, для пресубикулярной области в нижнем ее отделе и в процессе развития, и у взрослого характерно очень четкое деление на *Psb1* и *Psb2*, отличающиеся друг от друга большей четкостью *Diss*² в *Psb1*, большей слитностью *ext* и *m*, большей шириной и разреженностью *int* и более субикулярным ее характером (величина и форма клеток) в сравнении с *Psb2*.

В ретроspлениальном отделе строение пресубикулярной области значительно меняется, деление ее на поля в поздних стадиях развития усложняется. Только в ближайшем к subiculum поле (ср. у взрослого, Атлас цитоархитектоники, табл. 192) *ext+m* сохраняют типический гранулярный характер. В располагающихся далее полях *Psb1a* и *Psb2a* поверхностная часть слоя *ext+m* пирамидизируется (в последнем супрагранулярный пирамидный слой шире, чем в первом), в поле *Rs*, располагающемся всего ближе к новой коре, пирамидизируется весь слой *ext+m*.

В супракаллозальном отделе в 4 лунных месяца пресубикулярная область делится, как и в нижнем, на *Psb1* и *Psb2*, но они сильно редуцируются. В 5 лунных месяцев (см. рис. 133) ясно видна граница с subiculum по прекращению здесь плотной наружной пресубикулярной пластинки. Ясно выражена *Diss*², но *limes duplex*, столь четко выступающий в этой стадии в энторинальной области, на границе *Psb2* и новой коры едва намечен. Очень ясно выступают граница с *Sub*, *Diss*² и разрежение *int* и в 6 лунных месяцев (220 мм т. к. длины). В роstralной части супракаллозального отдела и в субгенуальном отделе поля *Psb1* и *Psb2* сливаются в единое поле *Psbsa*. В поздних стадиях развития пресубикулярная область в супракаллозальном и субгенуальном отделах, как и в ретроspлениальном (поля *Psb1a*, *Psb2a* и особенно *Rs*), в сильной степени утрачивает свой типический характер вследствие пирамидизации клеток *ext+m*. Однако и у взрослого, хотя и не везде, выступает основной признак периахикортикальной зоны — перекрытие архикортикальной пластинки неокортикальной, отмечаемое местами и в супракаллозальном (Атлас цитоархитектоники, табл. 173) и особенно в субгенуальном (Атлас цитоархитектоники, табл. 189) отделе, где крупноклеточная и разреженная архикортикальная пластинка (*ta*)

уходит ■ пределах пресубикулярной области (*Sbp*) вглубь и перекрывается иначе конструированной, хотя и не мелкоклеточной, *ext + m*, причем намечается и разделяющая их *Diss*².

Энторинальная область. Энторинальная область, занимающая, как уже указывалось, только нижний (височный) отдел периархикортикальной зоны, дифференцируется из латеральной ее части, характеризующейся в ранних стадиях развития узкой корковой пластинкой и клинообразным сужением материнского слоя в направлении к старой коре. В отличие от пресубикулярной области расщепление корковой пластинки возникает в энторинальной области на значительно более высоком уровне (*Diss*¹) — различие положения обеих диссекант очень ясно видно на рис. 131 и 132 (4—4½ лунных месяцев). Глубокая *Diss*², соответствующая диссеканте пресубикулярной области, появляется в энторинальной области лишь позднее (в возрасте 5 лунных месяцев и несколько ранее). Исключение в этом отношении представляет только имеющая небольшие размеры формация *eps*, граничащая непосредственно с *Psb*². Но и в дальнейшем развитии наличие *Diss*² имеется только в основной средней, или собственной, энторинальной подобласти (*epr*), в задней (*ep*) и передней (*ea*) подобластях *Diss*² отсутствует, так что они и ■ конечной стадии характеризуются наличием только *Diss*¹.

Наиболее сложное строение имеет средняя, или собственная, энторинальная подобласть, *epr*, представленная двумя основными полями: медиальным полем *epr*¹ и латеральным — *epr*². Уже в возрасте 5 лунных месяцев ясно выступают типические их признаки (гл. I, рис. 7). Поле *epr*¹ характеризуется наличием только *Diss*², непосредственно переходящей в *Diss*² пресубикулярной области, а в поле *epr*² очень четко выражены и *Diss*² и *Diss*¹. С большой резкостью выступает ■ деление верхней (располагающейся над *Diss*²) части корковой пластинки на слои *ext* и *m*, причем слой *ext* характеризуется четкой сосочковой структурой, а слой *m* — гораздо более разреженным и равномерным строением. Как на весьма существенный признак следует указать и на своеобразный отделяющий друг от друга обе диссеканты интерламинарный слой, *stratum interlaminare*, имеющий большое значение для надлежащей квалификации диссекант (*Diss*¹ и *Diss*²) в тех формациях, где двухдиссекантности нет, поскольку он должен располагаться над *Diss*² и под *Diss*¹. Все указанные признаки выступают ■ поздних стадиях и у взрослого еще резче, вследствие различия в различных слоях величины клеточных элементов, достигающих особенно больших размеров в разделенном, как и раньше, на сосочки слое *ext* (см. у взрослого Атлас цитоархитектоники, табл. 194 — поле *epr*¹, табл. 195 — поле *epr*²).

Как на имеющий весьма большое значение признак в стадии 5 лунных месяцев следует указать на наличие в подобласти *epr*, так же как и в заднем отделе подобласти *ea* (поле *eaβ*, представляющее собой переход от средней к передней подобласти), *limes duplex*, т. е. свободного окончания архикортикальной пластинки, расплывающейся на границе энторинальной области с новой корой (подобласть *etl*, рис. 7) в подлежащем белом веществе. *Limes duplex* ясно выражен и в более ранних стадиях развития (см. рис. 130, 4 лунных месяца), и в возрасте 6 лунных месяцев, в дальнейшем он сглаживается вследствие

продолжающейся миграции невробластов в неокортексе, в результате чего нижний слой новой коры (VI—VII) представляет собою как бы продолжение архикортикальной пластинки. Следует помнить, однако, что это слияние возникает только вторично, в поздних фазах онтогенеза. На границе же периаρχикортикальной зоны со старой корой и у взрослого в пресубикулярной области очень четко виден переход архикортикальной пластинки в слой *int* периаρχикортикальной зоны.

Задняя энторинальная подобласть, *ep*, характеризуется и в процессе развития — см. рис. 131, 132 и у взрослого (см. Атлас цитоархитектоники, табл. 193) — наличием только *Diss*¹, что в ранних стадиях развития имеет место, как уже указывалось, почти во всей энторинальной области, включая и подобласть *epr* (рис. 130), где в дальнейшем появляется *Diss*², а *Diss*¹ частью сглаживается (поле *epr*¹, где она слабо выделяется и в 4 лунных месяца), частью же остается хорошо выраженной (поле *epr*²). Основное изменение строения происходит в подобласти *ep* на 5-м лунном месяце (между 130 и 150 мм т. к. длины), когда *Diss*¹ явным образом погружается вглубь (ср. рис. 131 и 132), что может быть объяснено только продолжением миграции невробластов через диссеканту. В наличии этой миграции можно убедиться и непосредственно — в диссеканте в этих стадиях ясно видны мигрирующие невробласты. Характерным признаком подобласти *ep*, отличающим ее от подобласти *epr*, является, кроме отсутствия *Diss*², также отсутствие сосочкового строения и большой крупноклеточности слоя *ext*. Интерламинарный слой и в подобласти *ep* выражен четко (см. Атлас цитоархитектоники, табл. 193).

Подобласть *ep* не граничит непосредственно с подобластью *epr*, а отделяется от нее двумя переходными полями: каудальным полем *epr*⁰⁰ и ростральным полем *epr*⁰. Поле *epr*⁰⁰, выявляющееся в 5 лунных месяцев, содержит и *Diss*¹ и *Diss*², а в поле *epr*⁰ место *Diss*¹ занимает только разрежение в области слоя *m*. Переходной формацией является и поле *epr*², выделяющееся в возрасте 6 лунных месяцев и несколько ранее, располагающееся латерально от полей *ep*, *epr*⁰⁰ и *epr*⁰, ограничивающее их от подобласти *etl* (см. ниже) и характеризующееся сглаживанием диссекант, а в ростральном отделе также и сосочковым характером слоя *ext*.

Передняя энторинальная подобласть, как и задняя, отличается от подобласти *epr* в своем ростральном отделе отсутствием *Diss*² и наличием только *Diss*¹. Но и она, как и задняя энторинальная подобласть, отделяется от подобласти *epr* своими каудальными полями *eaα* и *eaβ*, имеющими явно переходный характер. Поле *eaβ*, как уже указывалось, характеризуется в 5 лунных месяцев наличием ясно выраженного *limes duplex*, столь типичного для подобласти *epr*, сосочковостью слоя *ext* и все еще намечающейся *Diss*², хотя и менее четкой, чем в подобласти *epr* (гл. I, рис. 7), а в поле *eaα* имеется сильная завуалированность диссекант.

Передняя энторинальная подобласть граничит снутри не с пресубикулярной, а с периамигдаллярной областью, что следует поставить в связь с дислокациями, происходящими в процессе филогенеза вследствие изгиба конечного мозга и продвижения кпереди височного полюса.

Во всех стадиях своего развития передняя энторинальная подобласть делится на наружный (*ea*) и внутренний (*ea*¹) отделы, из которых каждый в поздних стадиях развития и у взрослого может быть подразделен по более частным признакам на ряд полей: *ea* — на поля *eaα*, *eaβ* и *eaγ*, а *ea*¹ — на поля *ea*¹_α, *ea*¹_β, *ea*¹_γ и *ea*¹_δ. На ранних стадиях развития передней энторинальной подобласти (рис. 127, 4 лунных месяца) наружный отдел (*ea*) отличается от внутреннего (*ea*¹) более широкой *Diss*¹, гораздо более четко выраженным слоем *int* и большей отдаленностью от миндалевидного ядра. Та же в основном характеристика сохраняется и в возрасте 5—6 лунных месяцев, но слой *m* здесь гораздо шире и имеет более разреженное строение. У взрослого различие между обоими отделами еще более возрастает, особенно хорошо выявляясь при сравнении их наиболее типических полей *eaγ* и *ea*¹_δ, занимающих главную ростральную часть всей подобласти (ср. Атлас цитоархитектоники, табл. 197): в поле *eaγ* — очень широкая и светлая *Diss*¹, массивный слой *int*, сравнительно крупноклеточный слой *m* и особенно крупноклеточный, дисконтинуинный, частью сосочковый слой *ext*; в поле *ea*¹_δ — сильно вуалированная *Diss*¹, менее крупноклеточный слой *m*, слой *ext* с резко выраженной *Diss*^{ext}, разделяющей его на два подслоя, гораздо менее четкий слой *int*.

На всем своем протяжении основные энторинальные подобласти — задняя, собственная и передняя — отделены от новой коры переходными подобластями: задней переходной энторинальной подобластью, *etp*, латеральной, *etl*, и передней *eta*. Задняя переходная энторинальная подобласть, *etp*, характеризуется отсутствием истинной диссеканты, чем она резко отличается от подобласти *ep*. Вместо *Diss*¹ в ней имеется только разрежение в слое *m*. В поздних стадиях развития, когда новая кора уже разделяется на слои, граница с ней подобласти *etp* особенно определяется прекращением в *etp* слоя IV.

Латеральная переходная энторинальная подобласть, *etl*, в ранних стадиях характеризуется, как и подобласть *etp*, отсутствием истинной диссеканты, сменяемой здесь только разрежением в слое *m*, которое отличает ее от новой коры, в этих стадиях еще не расслоенной. На уровне подобласти *ep* подобласть *etl* характеризуется в возрасте 4—6 лунных месяцев, как уже указывалось, наличием *limes duplex* (см. рис. 130). Начиная с 5 лунных месяцев и несколько ранее в подобласти *etl* (за исключением только небольших рострального и каудального ее отделов) выявляется своеобразное клинообразное расширение слоя *m* в направлении к новой коре (см. гл. I, рис. 7). Этот клин обнаруживается и у взрослого, хотя и в гораздо менее четкой форме вследствие разрежения его клеточных элементов (ср. Атлас цитоархитектоники, табл. 203). На всем своем протяжении подобласть *etl* характеризуется отсутствием сосочкового характера слоя *ext*, в последующем, однако, дисконтинуинного и, в поздних стадиях, крупноклеточного, что ясно отличает подобласть *etl* от новой коры.

Особенно сложные изменения претерпевает в процессе своего развития передняя переходная энторинальная подобласть, *eta*, которая каудально, как и передняя энторинальная подобласть, подразделяется на внутренний и наружный отделы. В ростральном отделе возникает целый

комплекс переходных формаций к областям периамигдалярной (поле eta^0), препириформной (поле $Pper$) и инсулярной (поле eti — ср. рис. 124, 6 лунных месяцев). Самый ростральный отдел энторинальной области представлен полями eta^2 и eti^2 , в которых диссекантность сглаживается и отличие от новой коры сводится только к дисконтинуинности слоя ext и отсутствию слоя IV.

Дифференцировка клеток в периархикортикальной зоне начинается значительно раньше, чем в новой коре, и притом неравномерно в различных областях и слоях. Всего ранее она выявляется в слое int поля Psb 1 (непосредственное продолжение subiculi), в энторинальной области — особенно в полях epr^1 и epr^2 , позднее в полях $ea\beta$ и $ea\alpha$, еще позднее в полях $ea\gamma$ и ea^1 и всего позднее в переходных подобластях eta , eti и etp . Особенно следует отметить при этом несоответствие темпов начальной дифференцировки с дефинитивной величиной соответствующих клеточных элементов.

В целом процесс стратификации энторинальной области и достижение ею дефинитивной формы занимает гораздо больше времени, чем в пресубикулярной области и особенно в старой коре. В то же время процесс этот является и гораздо более богатым по содержанию. В пресубикулярной области и особенно в старой коре стратификационные соотношения гораздо постояннее и однообразнее, в старой коре деление на основные формации устанавливается сравнительно рано и в дальнейшем не претерпевает существенных изменений. Напротив, в новой коре дефинитивная стратификация достигается гораздо позднее, чем в периархикортикальной зоне. Таким образом, и по темпам своего развития, как и по своему строению, периархикортикальная зона должна рассматриваться, как межзачаточная область между новой и старой корой.

Миндалевидное ядро

Миндалевидное ядро у взрослого и в поздних стадиях онтогенеза представляет в сущности целый комплекс ядер, отделенных друг от друга медуллярными прослойками или отличающихся друг от друга по цитоархитектоническим или цитологическим признакам. В основном в состав этого комплекса входят пять ядер: крупноклеточное ядро А (nucleus amygdalaris internus), крупноклеточное ядро В (nucleus amygdalaris intermedius) с вершечным отростком B^1 , средnekлеточное ядро С (nucleus amygdalaris externus), наружную часть которого составляет расщепленное волокнами нижнего продольного пучка ядро C^1 (nucleus amygdalaris laminatus), мелкоклеточное ядро Р (nucleus amygdalaris periventricularis) и мелкоклеточное ядро М (nucleus amygdalaris dorsalis).

В ранних стадиях развития (см. рис. 126, начало 3-го лунного месяца) миндалевидное ядро еще едино. Обособление ядер миндалевидного комплекса намечается лишь в конце 3-го лунного месяца, но слабо и определяется только различием густоты расположения клеток (рис. 134). В начале 4-го лунного месяца намечается, но очень слабо и обособление ядер путем деламинации (образования медуллярных про-

слоек). В 6 лунных месяцев вполне ясны и медуллярные прослойки, и основные ядра миндалевидного комплекса — А, В и С (см. рис. 128). Существенно важно отметить при этом, что обособленность ядер миндалевидного комплекса друг от друга выявляется гораздо раньше в среднем его отделе, чем в роstralном и каудальном. Следует указать также, что и обособление их от окружающих формаций проявляется только в процессе развития. Отграниченность от ограда (claustrum), ясно выраженная в поздних стадиях, в ранних отсутствует (конец 3-го лунного месяца, см. рис. 134) и намечается только в 4 лунных месяца. Отграниченность от putamen выявляется раньше, но в конце 3-го лунного месяца и она едва намечена (см. рис. 134). В 6 лунных месяцев миндалевидный комплекс очень хорошо отделяется и от putamen, и от безымянной субстанции, ясно отделен он и от ограда (см. рис. 128, *Scl*).

Цитологическая дифференцировка ядер миндалевидного комплекса падает на гораздо более поздние сроки, чем их цитоархитектоническая дифференцировка. Особенно быстро дифференцируются при этом клетки ядер А и В — гораздо быстрее, чем в периамигдаллярной коре, так что рост их падает в значительно большей степени на пренатальный период, чем рост клеток периамигдаллярных формаций. В остальном следует отметить, что клетки миндалевидных ядер дифференцируются позднее, чем клетки паллидума, аммонова рога и особенно безымянного вещества.

В процессе и онтогенеза и филогенеза миндалевидный комплекс претерпевает сильное смещение как в каудоростральном, так и в латеро-медиальном направлении, о чем выше уже упоминалось и что объясняется ростом новой коры и увеличением изгиба конечного мозга.

В целом изучение развития мозга человека показывает, что миндалевидный комплекс нельзя рассматривать как модифицированную утолщенную часть височной коры, как результат ее отшнурования и погружения вглубь. Совершенно так же, как putamen и хвостатое ядро соответствуют роstralному отделу ганглиозного бугра, так миндалевидный комплекс соответствует его каудальному отделу (так называемому амигдалоидному бугру), что очень четко видно и в онтогенезе человека, и в дефинитивных стадиях у низших млекопитающих (насекомоядные) и особенно у рептилий. В то же время, однако, нельзя и противопоставлять полностью миндалевидный комплекс периамигдаллярным формациям. Периамигдаллярная кора принадлежит, как уже указывалось, к полуотделенной коре, где корковая пластинка слабо отделяется (а в ранних стадиях развития и совсем не отделяется) от подкорковых образований, в данном случае — от миндалевидного комплекса.

Ограда, claustrum

Уже в ранней стадии развития (см. гл. I, рис. 5, начало 3-го лунного месяца) striatum латерально отграничивается светлой прослойкой, соответствующей наружной сумке (capsula externa) поздних стадий, от относительно богатого здесь клетками межуточного слоя стенки мозга, кверху в области новой коры клинообразно суживающегося и отделяющегося от материнского слоя светлым внутренним подслоем

межуточного слоя. Это образование, обозначаемое нами условно как формация *R* и включающее ограду поздних стадий, примыкает к корковой пластинке перипалеокортикальной зоны (*PP*, гл. I, рис. 5) и нижнего отдела неокортекса, резко отличаясь, однако, от нее гораздо более разреженным строением.

В конце 3-го лунного месяца (см. рис. 134) сохраняются те же соотношения. Очень резко выражена отграничивающая снаружи *putamen* (*Put*) наружная сумка. Формация *R*, включающая ограду, гораздо богаче клетками, чем междуточный слой верхнего отдела новой коры, в нижнем отделе которой она, так же как и ранее (но значительно более четко), клинообразно суживается, отличаясь от неокортикальной пластинки меньшей тустоклеточностью. Внизу формация *R* непосредственно переходит в миндалевидное ядро (*Amg*), о чем уже упоминалось выше.

В начале 4-го лунного месяца уже намечается отделение ограды от корковой пластинки крайней сумкой (*capsula extrema*), ранее не выделявшейся. В 4 лунных месяца (гл. I, рис. 8) крайняя сумка выступает очень резко. Хорошо виден в этой стадии в переднем отделе ограды и намечающийся уже в начале 4-го лунного месяца *claustrum superlammatum* — дугообразный переход в ограду корковой пластинки в пределах очень бедной клетками перипалеокортикальной формации *ii*⁰.

В дальнейшем развитии изменения, помимо дифференцировки клеток, касаются в основном только топографических соотношений ограды, в позднем онтогенезе и у взрослого чрезвычайно усложняющихся в нижнем ее отделе (*claustrum inferius* или *subclaustrum*) в результате формирования височной покрышки и уже упоминавшегося выше смещения в направлении кпереди миндалевидного ядра.

В целом следует признать, что ограда в ранней стадии развития (формация *R*) непосредственно соприкасается с корковой пластинкой. На основании этого совершенно несомненного факта нельзя, однако, делать вывод, что ограда образуется в результате расщепления корковой пластинки. Корковой пластинкой является та формация, где невробласты в процессе миграции достигают конечной инстанции. В области же формации *R* они стабилизируются в процессе развития только во внутреннем ее отделе, в то время как наружный ее отдел в дальнейшем, образуя крайнюю сумку, светлеет и перестает отличаться от междуточного слоя новой коры. С другой стороны, столь же неправильно было бы ставить ограду в один ряд с такими образованиями, как полосатое тело и миндалевидное ядро, являющиеся по существу перивентрикулярными клеточными скоплениями. Корковая пластинка в области новой и старой коры представляет собой поверхностное скопление невробластов, отделенное от перивентрикулярных клеточных масс. Ограда же является образованием, отделенным, по крайней мере в основной своей части, от материнского слоя и перивентрикулярных скоплений, и в то же время представляет собой скопление невробластов, не достигающих в процессе миграции корковой пластинки. Таким образом, вопрос о сущности ограды не может быть решен ни в смысле признания ее производным корковой пластинки, ни в смысле признания ее образо-

ванием, по происхождению равнозначным полосатому телу. Этот вопрос может быть решен только в смысле признания оград образования межзональным между этими основными видами структур конечного мозга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом и в процессе онтогенеза человека, как и в процессе филогенеза, выявляется большое своеобразие развития основных зон коры большого мозга — древней коры, старой коры, новой коры и разделяющих их промежуточных зон. Как ведущее звено морфофизиологического прогресса и в онто- и в филогенезе выступает рост и усложнение структуры новой коры, являющейся носителем высших форм поведения, в то время как старая и особенно древняя кора представляют собой менее высокий уровень интеграции. Данным эволюционной морфологии соответствуют и результаты работ с разрушением и раздражением соответствующих структур. Древняя кора по этим данным находится, как уже указывалось, в ближайшем отношении к функциям обоняния и тесно связанным с ними пищеварительным и уrogenитальным функциям, т. е. к реакциям весьма филогенетически древним. Старая же кора, по данным эксперимента (главным образом касающимся гиппокампа), представляет собою субстрат более сложных функций, чем древняя кора, и менее сложных, чем новая, и имеет отношение к эмоциональному поведению и регуляции движений, но не дискретных, как новая кора, а глобальных.

Данные онтогенеза соответствуют в основном данным филогенеза. Необходимо, однако, указать на весьма знаменательную гетерохронию, обнаруженную нами при сопоставлении процесса индивидуального и видового развития архикортекса: неокортикальная пластинка формируется в процессе онтогенеза мозга человека не позднее, как следовало бы ожидать в соответствии с основным биогенетическим законом, которому в основном следует развитие мозга, а ранее, чем корковая пластинка архикортекса. Эта гетерохрония знаменательна потому, что она также очень красноречиво указывает на ведущую роль развития и роста неокортекса в процессе морфофизиологического прогресса коры большого мозга. Уже Менерт (Mehnert, 1898) рассматривал акцелерации и ретардации в онтогенезе как признаки прогрессивной и регрессивной эволюции («основной закон органогенеза»). Морфогенез сложных структур, эволюционирующих особенно интенсивно, требует больше времени, чем морфогенез более простых структур. В этой связи следует указать, что архикортикальная пластинка не только закладывается в онтогенезе человека позднее, чем неокортикальная, но и заканчивает свой морфогенез значительно ранее, чем эта последняя (на этот раз в полном согласии с основным биогенетическим законом), т. е. в целом архикортекс совершает цикл своего развития гораздо более быстрыми темпами, чем неокортекс.

Глава XIII

ОНТОГЕНЕЗ ПРОВОДЯЩИХ ПУТЕЙ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

Проблема проводящих путей мозга давно привлекает внимание анатомов, физиологов и клиницистов, но, несмотря на многочисленные данные, остается много спорного и противоречивого в вопросах взаимоотношения и связей между корой, подкорковыми образованиями и мозговым стволом.

Анатомические, эмбриологические, сравнительно-анатомические, экспериментально-морфологические, патолого-анатомические исследования центральной нервной системы показывают, что структура проводящих путей мозга недостаточно изучена.

Исследователи XIX и XX вв., давая подробное описание проводящих путей спинного мозга, мозгового ствола, мозжечка и конечного мозга, как правило, не останавливаются на возрастных особенностях в их структурной организации.

Вопросам возрастной анатомии проводящих путей мозга посвящены работы С. Б. Дзугаевой 1941—1962; Х. З. Захидова, 1955; Хэ Вей-Вей, 1956; Гун Цзин-Чжун, 1956; В. Е. Барашкова, 1960; Л. И. Степановича, 1961; А. М. Мухтарова, 1962, и др. Авторами даются топографо-анатомические взаимоотношения проводящих путей мозга в онтогенезе у человека. По возрастной анатомии проекционных, комиссуральных, ассоциационных путей получены новые данные, внесены изменения и исправления в общепринятые положения о связях черепномозговых нервов, мозолистого тела и передней спайки. На конкретных фактах показаны возрастные особенности проводящих путей функционально различных анализаторов. Отмечены возрастные изменения на разных стадиях пре- и постнатального онтогенеза человека. Дается возрастная характеристика анатомического субстрата парной и сочетанной деятельности больших полушарий головного мозга человека.

Эмбриологический метод, разработанный Флексигом и широко использованный В. М. Бехтеревым, дает возможность показать, как различные группы волокон покрываются миелином в различное время.

При ис-
ного возрас-
путей на раз-
ваются мяко-
ного и ствол-
волокна мозг-
даются м-
ной системы.
чувствительн-
начинают по-
ребенка.
По данны-
рованными о-
с внутримозго-
распространяе-
По Пэттен-
и передние ко-
спинного мозга
утробного разв-
лит в той же п-
Так, вестибуло-
сцев внутриут-
путь: рубро-спи-
который появляет-
бенно в конце п-
начинает ходить.
Декабан (19-
масса волокон с-
нервы, волокна
вестибуло-спинал-
тракта, мамилло-
кортикоспинальн-
мозга не миелини-
ных путей. Зрите-
миелинизации. Зр-
направлению к со-
сле жизни начин-
тракта. У годовал-
жированных волок-
Все основные про-
миелином, а ассо-
миелинизации. 2-
спинного мозга, мо-
ные и ассоциацион-
небольшого числа
логического веще-
ства остр-
Как видно из
ки волокон миели-
новые.
16 Под. ред. С. А. Сарки

При исследовании эмбриональных мозгов и мозгов детей различного возраста и пола обнаруживается, что миелинизация проводящих путей на разных стадиях развития выражена различно. Раньше покрываются мягкой оболочкой периферические нервы, потом волокна спинного и стволовой части головного мозга, далее мозжечок, затем уже волокна мозговых полушарий, причем ассоциационные волокна обкладываются мягкой оболочкой позднее всех систем центральной нервной системы. По Флексигу, в первую очередь миелином покрываются чувствительные пути, затем двигательные. Ассоциационные волокна начинают покрываться миелином со 2-го месяца после рождения ребенка.

По данным Н. В. Поповой-Латкиной (1961), наиболее миелинизированными оказываются немозговые части нервов по сравнению с внутримозговыми частями. В головном мозгу процесс миелинизации распространяется от стволовой части мозга и выше.

По Пэттену (Patten, 1959), раньше всего миелинизируются задние и передние корешки спинномозговых нервов и передняя комиссура спинного мозга (в конце 4-го месяца и в начале 5-го месяца внутриутробного развития). Миелинизация проводящих путей мозга происходит в той же последовательности, как они развиваются в филогенезе. Так, вестибуло-спинальный тракт начинает миелинизироваться в 6 месяцев внутриутробного развития как филогенетически более древний путь; рубро-спинальный тракт позднее, а кортико-спинальный путь, который появляется только у млекопитающих,—после рождения, особенно в конце первого и в начале второго года жизни, когда ребенок начинает ходить.

Декабан (1959) отмечает, что у новорожденных детей основная масса волокон спинного мозга, обонятельные тракты, черепномозговые нервы, волокна медиальной петли, медиального продольного пучка, вестибуло-спинального тракта, дорсального спино-церебеллярного тракта, мамилло-теgmentального тракта миелинизированы. Тогда как кортикоспинальные и руброспинальные волокна больших полушарий мозга не миелинизированы, за исключением афферентных проекционных путей. Зрительные нервы и тракты находятся в начальной стадии миелинизации. Зрительные и слуховые волокна миелинизируются по направлению к соответствующим корковым полям. К концу первого месяца жизни начинают миелинизироваться волокна кортикоспинального тракта. У годовалого ребенка значительно возрастает число миелинизированных волокон в оливо-мозжечковом тракте, в волокнах моста. Все основные проекционные волокна в больших полушариях покрыты миелином, а ассоциационные пути находятся еще в ранних стадиях миелинизации. 2-летний ребенок имеет миелинизированные волокна спинного мозга, мозгового ствола и мозжечка. Все длинные проекционные и ассоциационные пути хорошо миелинизированы, за исключением небольшого числа коротких ассоциационных волокон и частично белого вещества островка.

Как видно из сказанного, филогенетически более старые пучки волокон миелинизируются раньше, чем филогенетически более новые.

Проекционные пути. Исследование проводящих путей зрительного, слухового, обонятельного, вкусового, кожного, двигательного и других анализаторов показало, что наиболее интенсивно процесс формирования проводящих путей мозга различных анализаторов происходит во второй половине внутриутробной жизни и после рождения до 1 года. Затем темпы развития несколько снижаются, но все еще стоят выше, чем у детей от 7 лет и дальше.

На 6-м месяце внутриутробной жизни проводящие пути начинают обособляться на отдельные пучки волокон, более выраженные в покрове, филогенетически более старом отделе мозгового ствола, а отсюда постепенно процесс дифференцировки распространяется и на филогенетически более новые отделы мозгового ствола и больших полушарий.

Наиболее заметные изменения в структурной организации проводящих путей мозга отмечаются у новорожденных — усложняются топографические отношения, более четко вырисовываются отдельные пучки волокон по функционально различным анализаторам, отдельные звенья анализаторов достигают заметной степени развития: увеличивается их объем, начинают более четко выявляться топографо-анатомические взаимоотношения между базальным и тегментальным отделами мозгового ствола и конечного мозга.

К моменту рождения особенно заметно нарастают волокнистые структуры не только мозгового ствола, но и конечного мозга.

Существенные изменения проекционная система претерпевает от момента рождения до 1 года. Этот период развития характеризуется наиболее интенсивным ростом и развитием всех звеньев анализаторов. Они увеличиваются в объеме, более четко выявляется их обособление; отдельные пучки волокон приобретают более рельефную конфигурацию, слоистость и извилистый ход.

К концу первого года жизни заметно увеличивается ширина и толщина пучков волокон, принимающих участие в организации проекционных путей. Так, по ходу пирамидного пути наблюдается обособление и расслоение на отдельные пучки волокон, принимающие извилистую и спиралевидную форму в области варолиева моста и прямолинейно компактную форму в продолговатом мозгу. С возрастом пирамиды продолговатого мозга увеличиваются, достигая своего максимального развития у взрослых.

Если до момента рождения ядерные образования в пределах мозгового ствола преобладают над волокнистыми структурами, то период развития после рождения характеризуется нарастанием волокнистых структур, в результате чего белое вещество (волокна) начинает преобладать над серым (ядерными образованиями).

В возрасте от 1 года и выше дальнейшему развитию подвергаются все части анализатора, однако наиболее интенсивно формируются центральные звенья. Увеличивается объем и корковая зона их распределения. От 2 до 7 лет продолжают нарастать размеры проекционных путей, но уже более медленными темпами. Хорошо вырисовывается радиальность в их ходе, они становятся более массивными и извилистыми.

волнообразными. Процесс развития и совершенствования каждого анализатора идет в восходящем направлении от периферии к центру.

У детей старшего возраста и взрослых проводящие пути зрительного, слухового, обонятельного, вкусового, кожного, двигательного и других анализаторов отличаются от предыдущих возрастов значительной массивностью, толщиной, шириной, извилистостью, хорошо выраженной продольной и поперечной исчерченностью по ходу отдельных пучков.

Увеличение объема и удлинение корково-спинальных, корково-ядерных, корково-мостовых путей ведет к изменению взаимоотношений между филогенетически более новым базальным и филогенетически более старым тегментальным отделами мозгового ствола, в сторону преобладания первых над вторыми.

Дальнейший период развития характеризуется уже более постоянными, значительно менее изменчивыми объемными и топографическими отношениями между структурами мозгового ствола и конечного мозга.

По нашим данным, одной из характерных особенностей проводящих путей головного мозга человека является асимметрия в процессе их развития. При этом надо отметить, что асимметрия особенно отмечается в филогенетически более новых отделах мозга. Например, центральный отдел мозгового ствола, давая небольшое количество разнообразных по направлению и форме волокон, расположенных асимметрично. Обращает на себя внимание большая вариабильность хода волокон пирамидного пути, особенно его вентрального, филогенетически более нового отдела, который в онтогенезе развивается наиболее интенсивно.

У взрослых чаще, чем у плодов и детей, наблюдается асимметрия пирамидного пути. С возрастом пирамидный путь становится сложнее и дифференцированнее. В области варолиева моста пирамидный путь устанавливает связь с базальными ядрами моста (рис. 135 и 136).

В процессе исследования периферических звеньев анализаторов нам удалось выявить прямые связи черепномозговых нервов с корой мозжечка и больших полушарий мозга как в пре-, так и постнатальном онтогенезе. Можно полагать, что благодаря этому создаются более широкие возможности для замыкательной деятельности периферических звеньев анализаторов, не только в мозговом стволе, но и на уровне коры.

Полученные нами (1958) в онтогенезе связи зрительного тракта непосредственно с корой затылочной доли мозга являются показателем того, что не все волокна зрительного нерва, как это обычно принято считать, прерываются в подкорковых ядерных образованиях (рис. 137). Исследование тройничного нерва в онтогенезе показало, что в его составе имеются волокна, идущие прямо в мозжечок, к передней части верхнего червя и частично к полушариям мозжечка (Х. З. Захидов, 1955).

Изучение возрастной анатомии слухового нерва дало возможность выявить прямую связь этого нерва с корой мозжечка; отмечено, что

у плодов прямые мозжечковые волокна отходят от переднего корешка слухового нерва с вентральной его стороны, у детей — с вентро-латеральной, а у взрослых — с дорсо-латеральной и направляются в составе нижней ножки мозжечка к коре верхнего червя, а частично к ядерным образованиям в полушариях мозжечка. Большая часть прямых мозжечковых связей образуется волокнами вестибулярной порции нерва, а меньшая — волокнами улитковой части слухового нерва (Хе Вэй-Вэй, 1956).

При изучении возрастной анатомии нижней ножки мозжечка удается во всех возрастных группах выявить прямые мозжечковые волокна тройничного, вестибулярного, языкоглоточного и блуждающего нервов, которые принимают участие в структурной организации этой ножки (Гун-Цзин-Чжун, 1956). Наличие прямых связей периферических звеньев анализаторов с корой мозжечка и больших полушарий мозга обнаруживается в онтогенезе довольно рано, их развитие связано с развитием корковых формаций. В процессе развития происходит последовательное прибавление связей с вышележащими отделами мозга, благодаря чему путь периферических звеньев анализаторов удлиняется. Ядерные связи периферических звеньев анализаторов являются более старыми частями этих звеньев, а прямые связи с корой являются более новыми. В процессе развития шире и многообразнее становятся связи отдельных звеньев анализаторов с мозжечком, что, несомненно, обусловлено усложнением рефлекторной деятельности человека.

По нашим данным, периферические звенья анализаторов имеют связи не только с ядрами черепномозговых нервов, подкорковыми ядерными образованиями, но и с корой мозжечка и больших полушарий. Они имеют также связи и с периферическим звеном противоположной стороны. Так, зрительный нерв связан со зрительным нервом противоположной стороны при помощи волокон, проходящих через передний отдел хиазмы (рис. 138), с ядрами гипоталамической области, со сводом (рис. 139) и непосредственно с корой, в то время как по общепринятому мнению периферическое звено зрительного анализатора прерывается в наружном коленчатом теле, подушке и верхних буграх четверохолмия.

Составные части периферических звеньев анализаторов в эмбриогенезе появляются довольно рано и макроскопически обнаруживаются на 5-м месяце внутриутробной жизни. К моменту рождения более четко выделяются внутримозговые отделы черепномозговых нервов и их взаимосвязи, которые достигают определенной степени зрелости и готовности к восприятию и проведению импульсов, идущих от периферических концов анализаторов.

Топографо-анатомические взаимоотношения между периферическими и центральными звеньями анализаторов с возрастом меняются, центральные звенья начинают преобладать над периферическими. Анализ структуры проводящих путей функционально различных анализаторов показал, что изменения в конструкции топографии отдельных звеньев наблюдаются как в пре-, так и в постнатальном онтогенезе.

У человека по сравнению с животными сильнее развиты центральные звенья анализаторов, и в онтогенезе мозга человека именно эти части анализаторов обнаруживают наибольшее развитие. С возрастом значительно расширяются и усложняются их связи с корковыми полями, благодаря чему создаются более широкие возможности для условнорефлекторной деятельности больших полушарий на более поздних этапах развития.

Периферические звенья анализаторов формируются раньше, чем центральные. Афферентные пути формируются раньше, чем эфферентные. С возрастом специализация афферентных и эфферентных путей увеличивается. На более ранних стадиях развития более специализированные пути располагаются в отделе покрывки ствола, а на более поздних стадиях — базальном его отделе. Развитие корково-подкорковых связей и специализация корковых концов анализаторов меняют природу базального филогенетически нового отдела мозгового ствола на более поздних стадиях онтогенеза и сторону все большего обособления и специализации для осуществления более совершенных функций. Усложнение в онтогенезе базального отдела ствольной части мозга вызвано интенсивным развитием коры, кортико-спинальных, кортико-бульбарных и корково-мостовых путей. На более ранних стадиях развития экстрапирамидная система более выражена, чем пирамидная.

Направление онтогенеза проводящих путей анализаторов идет по пути установления более широких связей с филогенетически более новыми формациями мозга.

Комиссуральные пути. В исследованиях, посвященных ходу волокон передней спайки и мозолистого тела и об их отношении к древней и новой коре, существуют разноречивые мнения. Большинство авторов (В. М. Бехтерев, 1898; Монаков, 1897; А. Е. Янишевский, 1902; Капперс, 1936; Л. В. Блуменау, 1925; А. М. Гринштейн, 1946; Э. Э. Розина, 1951; М. Клара, 1959, и др.) считают, что передняя спайка (*commissura anterior*) является спайкой древней коры, а мозолистое тело (*corpus callosum*) спайкой новой коры. Изучение литературы показывает, что вопросы связей и функции мозолистого тела продолжают и по сей день оставаться предметом дискуссий. Данные наших исследований в сопоставлении с данными литературы говорят о том, что общепринятые представления о связях мозолистого тела и передней спайки нуждаются в пересмотре и анализе фактического материала с новых позиций. Автор не может согласиться с мнением тех исследователей, которые считают, что в составе мозолистого тела нет волокон, идущих к древней коре, а в составе передней спайки нет волокон, идущих к новой коре. Что касается передней спайки, то она подразделяется на переднюю филогенетически более старую часть и заднюю, филогенетически более новую. В филогенезе у животных по сравнению с человеком более выражена передняя часть, а у человека — задняя. В процессе онтогенеза наиболее интенсивно развивается задняя часть передней спайки. На 6-м месяце внутриутробной жизни передняя спайка выделяется в виде небольшого скрученного шнура, слабо дифференцированные волокна которого направляются к височным и затылочным долям.

Наиболее интенсивное развитие передней спайки происходит во второй половине внутриутробного развития и от рождения до 1 года. В возрасте от 1 года до 6 лет имеются равные объемные соотношения между височной и затылочной порциями передней спайки. У детей от 7 лет и выше затылочная часть начинает преобладать над височной.

Исследование заднего отдела передней спайки показывает, что волокна ее дорсальной части направляются к корковому концу зрительного анализатора в сопровождении волокон зрительной лучистости, а волокна вентральной части направляются к корковому концу слухового анализатора в сопровождении волокон слуховой лучистости. Резко выраженной границы между этими двумя частями нет, в процессе развития они наслаиваются друг на друга. Дорсальная часть заднего отдела передней спайки участвует в парной деятельности зрительного анализатора, а вентральная часть — в парной деятельности слухового анализатора. Передняя часть передней спайки связана с парной деятельностью обонятельного анализатора.

Полученные данные говорят о том, что составные части передней спайки в разные периоды развития формируются неравномерно, процесс их формирования связан с развитием коркового конца обонятельного, слухового и зрительного анализаторов.

С аммоновым рогом связано развитие гиппокамповой спайки (psalterium), состоящей из тонкого слоя волокон, находящихся между задними ножками свода, и соединяющей друг с другом аммоновы рога обеих сторон.

Парная деятельность как древней и старой, так и новой коры осуществляется волокнами двоякого рода — филогенетически более старыми и более новыми. Передняя спайка является филогенетически более старой, а мозолистое тело — филогенетически более новой спайкой. Но как в составе передней спайки, так и в составе мозолистого тела имеются более старые и более новые отделы.

Передняя часть передней спайки связана преимущественно с древней корой, а задняя часть передней спайки с новой корой. Основная масса волокон мозолистого тела связана с полями новой коры. Для установления взаимосвязи между отдельными частями коры и подкорки различных анализаторов в пределах двух полушарий мозга в онтогенезе развивается комиссуральная система, дающая возможность осуществлять парную деятельность на уровне коры и подкорки того или иного анализатора.

Надо полагать, что на уровне древней и старой коры осуществляется преимущественно безусловнорефлекторная деятельность, а в межуточной и новой коре — преимущественно условнорефлекторная деятельность; но это, отнюдь, не значит, что одновременно и там и тут не может осуществляться как одна, так и другая рефлекторная деятельность.

Усложнение в онтогенезе парной деятельности больших полушарий связано с развитием комиссуральных путей. Исследование мозолистого тела на разных стадиях внутриутробной и внеутробной жизни показывает, что развитие волокон мозолистого тела находится в прямой зависимости от развития корковых концов анализаторов. Мозолистое тело

в 6 месяцев внутриутробного развития представлено в виде тонкой пластинки, которая от средней линии по направлению к коре веерообразно расходится к полям лобной, теменной, затылочной и височной долей. Волокна мозолистого тела еще слабо дифференцированы и имеют прямолинейное направление. К концу внутриутробного периода развития и у новорожденных начинают более четко вырисовываться все составные части мозолистого тела и волнообразность их хода.

В возрасте от 1 года и выше средняя компактная часть мозолистого тела приобретает ясно выраженную дифференцировку, обособление на отдельные пучки волокон, которые по мере приближения к корковым полям тесно контактируют по пути с волокнами передней спайки и корковыми концами различных анализаторов во всех долях мозга.

У детей в возрасте от 7 лет и позднее мозолистое тело заметно увеличивается в объеме. С возрастом усложняется рельеф как отдельных частей, так и всего мозолистого тела в целом. В лобных и затылочно-височных долях обособленные пучки волокон приобретают более сложные взаимоотношения с корковыми концами анализаторов. Задняя часть волокон мозолистого тела идет в сопровождении зрительной лучистости, причем волокна мозолистого тела прилегают к зрительной лучистости с вентромедиальной стороны. Своего максимального развития мозолистое тело достигает у взрослого. Отмечается неравномерное распределение волокон мозолистого тела, более концентрированные пучки направляются к лобным, затылочным и височным долям, а более рассеянные — к теменной и задней части лобной долей.

Комиссуральные пути закладываются и развиваются в определенной последовательности. Вначале формируются более старые отделы передней спайки и мозолистого тела, затем более новые. Но это не значит, что с появлением новых связей в комиссуральной системе старые связи заканчивают свое дальнейшее развитие.

Наши данные говорят о том, что нет резкой границы между волокнами мозолистого тела и передней спайки, топографически они наслаиваются друг на друга и что в составе мозолистого тела имеются волокна, идущие к зрительному бугру. Наличие этих связей говорит о том, что мозолистое тело является анатомическим субстратом парной деятельности не только коры, как это принято считать, но и подкорки.

По нашим данным, волокна мозолистого тела идут к древней, старой и новой коре, в то время как, по данным литературы, считается, что мозолистое тело является спайкой только новой коры (В. М. Бехтерев, 1898; Л. В. Блуменау, 1925; Капперс, 1936; Э. Э. Розина, 1951; Клар, 1959, и др.).

В составе мозолистого тела имеются более рассеянные и более концентрированные пучки волокон. Такая структурная организация мозолистого тела становится понятной, если ее рассматривать в связи с системой анализаторов, которые в своем корковом конце имеют широкую зону распределения, но в то же время в составе коркового звена каждого анализатора содержатся более концентрированные и более

рассеянные волокна. К одним и тем же полям коры подходят волокна зрительной лучистости, мозолистого тела и передней спайки, то же самое можно сказать и в отношении слуховой лучистости.

В тех полях коры, где находится большее количество волокон зрительной лучистости, обнаруживается и большое количество комиссуральных волокон, что является необходимым условием для того, чтобы скорейшим и точнейшим образом осуществлять единство действия корковых концов анализаторов обеих сторон.

Наблюдаемые в онтогенезе изменения в формировании проекционных и комиссуральных путей свидетельствует о том, что процесс развития центральных звеньев анализаторов, передней мозговой спайки и мозолистого тела находится в тесной взаимозависимости; чем сильнее развиты центральные звенья функционально различных анализаторов, тем более выражены комиссуральные пути. Те и другие проводящие пути достигают высокой степени развития у детей в старшем возрасте и у взрослых.

Связь между центральными звеньями анализаторов и комиссуральными путями тем теснее, чем выше стоит животное по филогенетической лестнице. Наиболее богато и сложно межанализаторные связи представлены в корковых полях мозга человека. Структуры мозга рано появляющиеся, рано созревающие в онтогенезе имеют более устойчивые топографические взаимоотношения, чем структуры, появляющиеся позднее и наиболее интенсивно развивающиеся и формирующиеся на более поздних стадиях онтогенеза. Так, проекционная система в целом формируется раньше, чем комиссуральная, благодаря чему парная деятельность больших полушарий достигает высокой степени развития в более поздние сроки онтогенеза.

Одним из признаков, характеризующих сложные взаимоотношения между проекционными и комиссуральными путями в конечном мозге, является наложение проводящих путей функционально различных анализаторов друг на друга, их взаимное переплетение и распределение в одних и тех же полях коры. В мозговом стволе ход проводящих путей тех же анализаторов имеет более обособленный и компактный характер, а также относительно более устойчивую форму в отделе покрывки стволовой части мозга.

Особенности строения и формирования проводящих путей больших полушарий мозга связаны с особенностями функционального взаимодействия между корковыми концами анализаторов, для парной деятельности которых необходима такая структурная организация, которая была бы способна установить взаимосвязь между различными участками коры в пределах двух полушарий мозга. И эту связывающую роль играют комиссуральные пути, которые благодаря широкому распространению и непосредственному контакту с корковыми концами анализаторов в состоянии обеспечить передачу импульсов на противоположную сторону и осуществить замыкательную функцию в обоих полушариях.

В эволюции наиболее заметные изменения претерпевают комиссуральные пути и центральные звенья анализаторов, и в онтогенезе человека они получают наиболее высокую степень развития.

Ассоциационные пути. По топографии и длине волокон ассоциационные пути делятся на короткие и длинные. Короткие называются дуговыми (*fibrae arcuatae*) и располагаются между соседними извилинами и полями, устанавливая связи как между различными участками в пределах одного поля, так и между различными полями на коротком расстоянии.

Длинные пути являются связующим звеном между отдаленно расположенными корковыми полями одного полушария мозга. Авторы подразделяют их на отдельные пучки, расположенные внутри больших полушарий более или менее обособленно. В XIX столетии Рейль и Бурдах описали в больших полушариях ассоциационные волокна, и причислили их к волокнам, которые принадлежат только полушариям мозга. Мейнерт представил их как нечто целое в анатомическом и функциональном отношении, подчеркивая, что их начало и их окончание находятся в пределах коры головного мозга. Наиболее короткие дугообразные волокна располагаются близко к коре, а то время как более длинные ассоциационные волокна находятся глубже, начиная с поверхности вглубь, длина волокон увеличивается.

Как указывает Мейер (Meyer, 1931), ассоциационные волокна, по видимому, впервые появляются у низших позвоночных в тех отделах мозга, которые связаны с обонянием. Хищные имеют слабо развитую ассоциационную систему волокон, число ассоциационных волокон равно у них числу проекционных. Ассоциационная система прогрессивно увеличивается от низших млекопитающих к человеку. По Флексигу, ассоциационная система у человека преобладает над проекционной. Он утверждает, что у ребенка при рождении ассоциационные волокна не имеют миелина, благодаря чему проекционные нервы и волокна находятся в изолированном состоянии без взаимных связей.

Вопрос об ассоциационных путях, о начале и месте их окончания имеет разноречивое толкование.

Нет достаточно ясного представления об отношении ассоциационных путей к корковому концу различных анализаторов, а также не решен вопрос об их роли в деятельности функционально различных анализаторов.

За последние годы появилась тенденция отрицать существование длинных ассоциационных путей в больших полушариях мозга (Б. Н. Клосовский, 1956), хотя наличие сильно развитых ассоциационных путей является одной из специфических особенностей мозга человека.

При помощи ассоциационных волокон осуществляется координированная деятельность различных отделов мозговой коры. При этом каждый из ассоциационных пучков осуществляет связь между различными участками коры. На основании этого нужно думать, что функции, и синдромы разрушения ассоциационных пучков не идентичны. Анатомо-клинические наблюдения по ассоциационным путям немногочисленны и спорны (А. М. Гринштейн, 1946).

Поскольку ассоциационные пути у животных развиты значительно слабее, чем у человека, надо с большой осторожностью переносить данные, полученные у животных, на человека, учитывая, что здесь мы имеем

дело с качественно отличными специфическими для человеческого мозга структурами, которые отличают его от мозга животных.

Исследование ассоциационных путей мозга человека проводилось нами в направлении выявления характерных возрастных изменений в пре- и постнатальном онтогенезе. Полученные данные, наряду с изучением истории вопроса, показали, что процесс формирования ассоциационных путей идет в направлении усложнения их структурной организации от более простого к более сложному, от количественных изменений к качественным изменениям.

Ассоциационные пути играют большую роль в замыкательной и условнорефлекторной деятельности коры, являясь анатомическим субстратом, обеспечивающим нарастающее в онтогенезе совершенствование рефлекторных механизмов больших полушарий мозга. Чем сильнее развиты ассоциационные пути, тем шире и многообразнее представлена взаимосвязь между корковыми концами слухового, зрительного, обонятельного, кожного, двигательного и других анализаторов.

Исследование длинных ассоциационных путей — верхнего продольного, нижнего продольного, крючковидного и поясного пучков в процессе индивидуального развития показало, что их дифференцировка на анатомически обособленные пучки волокон становится макроскопически видимой во второй половине внутриутробного развития.

Верхний продольный пучок (*Fasciculus longitudinalis superior*) у плодов 6 месяцев имеет прямолинейную, слабо дифференцированную, рассеянную форму; у новорожденных он начинает принимать узкую и более обособленную форму, с возрастом вырисовывается более четко, приобретая компактность и волнообразный ход, а у взрослых становится широким, массивным и извилистым. Развитие верхнего продольного пучка связано с развитием новой коры. В своем среднем отделе он связан с развитием коркового конца кожного и двигательного анализаторов, в передненаружном отделе — с областью коры, имеющей отношение к речедвигательному анализатору, а в заднем — с корковым концом слухового и зрительного анализаторов. Такие топографо-анатомические взаимоотношения дают основание говорить о том, что он должен играть немаловажную роль в сложных механизмах второй сигнальной системы.

В лобной и височной долях волокна верхнего продольного пучка наслаиваются на волокна крючковидного пучка и пересекаются. Наиболее компактная и массивная часть верхнего продольного пучка располагается по ходу нижней лобной и нижней теменной извилин. Благодаря своему положению и форме он носит также название дугообразного пучка. Волокна верхнего продольного пучка, располагаясь под короткими ассоциационными волокнами и над наружной сумкой, пронизывают ее и перекрещиваются ее волокнами. Задненижняя часть пучка, дугообразно огибая волокна наружной сумки, частично пересекая их, подходит к передневерхним отделам височной доли, сходясь с волокнами височно-затылочной порции крючковидного пучка.

Проходя кпереди по направлению к лобному полюсу, волокна верхнего продольного пучка встречаются с волокнами крючковидного пучка

и вместе с ними и короткими ассоциационными волокнами подходят к лобному полюсу. Исследование показало, что верхний продольный пучок имеет отношение ко всем долям мозга и служит для соединения отдаленных участков выпуклой поверхности мозговых полушарий.

В. М. Бехтерев на основании экспериментального изучения, а также клинических и патологоанатомических данных при разрушении лобной доли мозга наблюдал перерождение верхнего продольного пучка, идущего вдоль полушария, начиная от лобной доли по направлению к затылочной и височной долям мозга.

В онтогенезе наблюдается более поздняя дифференцировка верхнего продольного пучка по сравнению с другими длинными ассоциационными путями. Развитие ассоциационных путей в онтогенезе мозга человека идет различными темпами, вначале формируются те из них, которые связаны с древней и старой корой, затем с новой корой.

Крючковидный пучок (*Fasciculus uncinatus*) состоит из ассоциационных волокон, которые в массе своей идут на соединение лобной и височной долей мозга. Он имеет крючковидную форму и в процессе онтогенетического развития на своем пути образует несколько изгибов. На 6-м месяце внутриутробной жизни волокна крючковидного пучка располагаются дугообразно в виде арки над лобно-височным полюсом. К моменту рождения крючковидный пучок принимает более выраженную структурную организацию по сравнению с верхним продольным пучком.

В процессе онтогенеза по ходу пучка образуются изгибы: первый — ближайший к лобному полюсу, выпуклостью обращен кверху, второй — средний изгиб, выпуклостью обращен книзу, и третий — задний изгиб, выпуклостью обращен кверху и кзади. Наиболее компактная часть пучка находится в области третьего изгиба. От этого места волокна, принимающие участие в образовании крючковидного пучка, расходятся в переднем и заднем направлениях, образуя как бы два веера: передний веер направляется к лобной доле, а задний идет к височной доле мозга.

Наши исследования свидетельствуют о том, что в составе крючковидного пучка, помимо лобных и височных связей, имеются также и затылочные. Характерные особенности хода крючковидного пучка выявляются уже к моменту рождения. После рождения продолжается дальнейший рост всех составных частей. Наибольшее количество волокон крючковидного пучка связано с орбитальной поверхностью лобной доли мозга. Крючковидный пучок по сравнению с верхним продольным пучком является филогенетически более старым и формируется раньше.

Нижний продольный пучок (*Fasciculus longitudinalis inferior*) относится к длинным ассоциационным путям и располагается на вентромедиальной поверхности полушария, соединяя затылочный полюс с височным.

На 6-м месяце внутриутробного развития он состоит из слабо дифференцированных прямолинейно направленных волокон, которые более или менее равномерно распределяются на медиальной поверхности

затылочной и височной долей. У новорожденных рассеянно идущий пучок волокон в своем среднем отделе становится более компактным. У детей и взрослых компактность увеличивается, переходя кзади и кверху и веерообразно расходящуюся затылочную часть, а кпереди и книзу — в височную.

По данным Г. Я. Трошина (1903), нижний продольный пучок состоит из волокон двоякого рода: 1) тонких, идущих из затылочной доли по направлению к височной, перерождающихся диффузно, и 2) толстых, перерождающихся в обратном направлении от височной доли к затылочной. По нашим данным, в составе нижнего продольного пучка имеются также волокна, идущие к гиппокамповой извилине.

Поясной пучок (Cingulum). Ассоциационные волокна, проходящие в поясной извилине, идут от области переднего продырявленного пространства и направляются вперед, идя вначале под коленом мозолистого тела, затем огибают колено, изменяют свое направление назад и, ложась над мозолистым телом, доходят до его валика, после чего круто поворачивают книзу и кпереди, продолжая, таким образом, свой путь до переднего края гиппокамповой извилины.

Поясной пучок состоит из ассоциационных волокон, которые устанавливают взаимосвязи между различными полями коры в пределах медиальной поверхности больших полушарий мозга. Волокна поясного пучка располагаются по ходу поясной извилины и извилины аммонова рога. У плодов 6 месяцев поясной пучок имеет форму прямолинейного тяжа, волокна которого по направлению к гиппокамповой извилине скручиваются в виде шнура. К концу внутриутробного развития он начинает терять свою прямолинейность и приобретает извилистость (рис. 140).

У детей от рождения до 1 года идет увеличение извилистости пучка, он заметно удлиняется, становится более массивным, с ясно выраженным волнообразным ходом.

Необходимо отметить, что у плодов направление поясного пучка такое же, как у детей и взрослых, однако совершенно отсутствует извилистость волокон. У детей поясной пучок по топографии и направлению волокон очень напоминает картину, которая наблюдается у взрослых.

Поясной пучок формируется раньше других ассоциационных путей. В его состав входят длинные и короткие волокна, преобладающими являются длинные. Длинные волокна, по Трошину, идут от обонятельного бугорка к аммонову рогу и перерождаются в кортикопетальном направлении. При помощи поясного пучка осуществляется координационная деятельность различных отделов коры медиальной поверхности больших полушарий мозга. По мере развития коры изменяются не только длина и форма поясного пучка, но появляются также новые его связи. Появление волнообразности и извилистости по ходу поясного пучка связано с развитием борозд и извилин, чем глубже борозды, тем сильнее выражены извилистость и волнообразность.

Сравнение ассоциационных путей в разные возрастные периоды развития показывает, что они подразделяются на более широкие и более узкие, на короткие и длинные. Обозначение широкие и узкие получает

различное значение в разные периоды развития. Так, например, верхний продольный пучок у плодов имеет широкую форму, у детей узкую, а у взрослых широкую. Для того, чтобы разобраться в содержании этих обозначений, надо сказать, что у плодов ширина верхнего продольного пучка получается за счет рассеянно расположенных волокон, в то время как у взрослых его ширина обуславливается увеличением объема и массивности. Узкая форма верхнего продольного пучка у детей указывает, что рассеянные пучки в процессе развития начинают концентрироваться, в результате чего он становится более компактным и узким.

Анализ полученных данных показывает, что ассоциационные пути в онтогенетическом развитии приобретают обширную область распределения в коре. Устанавливая связи между функционально различными областями мозговой коры в пределах одного полушария, они создают широкие возможности для сочетательной деятельности больших полушарий на более поздних стадиях онтогенеза.

Ассоциационные пути характеризуются тем, что они, широко распространяясь в полях больших полушарий мозга, контактируют непосредственно с корковыми концами всех анализаторов, благодаря чему обеспечивают замыкательные функции на различных участках коры (рис. 141).

Усложнение структурной организации ассоциационных путей в процессе онтогенетического развития говорит о их все более возрастающей роли.

В связи с увеличением координирующей роли коры в ходе индивидуального развития нарастают взаимосвязи функционально различных анализаторов, что имеет важное значение для компенсаторных приспособлений организма в постнатальном онтогенезе.

В онтогенезе, как и в филогенезе, изменяются соотношения между проекционными и ассоциационными путями — сторону преобладания последних, что говорит о том, что с возрастом филогенетически более новые пути начинают преобладать над филогенетически более старыми.

Интенсивное развитие центральных звеньев анализаторов влияет направляющим образом на развитие и формирование комиссуральных и ассоциационных путей, делает их более дифференцированными и тонко организованными у человека, что имеет важное значение для функциональной взаимосвязи между различными анализаторами в корковых полях больших полушарий мозга.

В каждом анализаторе имеются элементы более нового и более старого. Центральные звенья анализаторов являются более новой частью анализатора, но в этом новом имеются более старые и более новые части. Например, волокна зрительной лучистости, идущие от латерального коленчатого тела, являются более старой, а волокна от подушки — более новой частью центрального звена зрительного анализатора. В онтогенезе отмечается неравномерное развитие этих частей зрительной лучистости, волокна, берущие свое начало от латерального коленчатого тела, обособляются и формируются раньше, чем волокна, идущие от подушки зрительного бугра. Другим примером может служить

слуховой анализатор в его периферическом звене, ядерные связи являются более старыми, а прямые корковые — более новыми; первые в онтогенезе формируются раньше, вторые — позже.

В филогенетически более старых отделах анализатора процессы начальной дифференцировки наступают раньше и протекают более ускоренно, чем в филогенетически более новых. Начальная дифференцировка в филогенетически более новых частях анализатора обнаруживается позднее и протекает более длительно и сложно.

Усложнение в онтогенезе структурно-функциональной организации проводящих путей в системе анализаторов соответствует развитию и усложнению корковых полей, процессы анализа и синтеза в корковом конце анализаторов протекают на более высоком уровне, чем в других частях анализатора. В онтогенезе, в связи с прогрессивной дифференцировкой и развитием корковых полей конечного мозга, меняется природа не только центральных звеньев анализаторов, но и периферических, применительно к новым условиям появляются новые связи с вышележащими и нижележащими отделами мозга.

Наиболее интенсивно процесс формирования волокнистых структур происходит во второй половине внутриутробной жизни и в первые месяцы и годы постнатального онтогенеза.

К моменту рождения особенно заметно начинают развиваться волокнистые структуры мозгового ствола и полушарий мозга. Происходит их обособление на отдельные пучки волокон, последние с возрастом начинают принимать извилисто-волнообразный ход соответственно прогрессивному росту коры. Рост и дифференцировка проекционных, комиссуральных и ассоциационных путей к моменту рождения несколько ускоряется, намечается слоистость в распределении волокон — поверхностные, средние и глубокие слои.

Экстрапирамидная система дифференцируется раньше пирамидной, ретикуло-спинальный и текто-спинальный тракты — раньше оливарных трактов. Неравномерное формирование различных пучков мозгового ствола отражает исторический путь развития отдельных структур в такой последовательности, как они развивались в процессе эволюции от простейших к более высокоорганизованным формам.

Прямые связи в состоянии обеспечить передачу импульсов, минуя переключательные звенья, непосредственно в кору. Рефлекторная дуга на зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, тактильные и другие импульсы, без переключения в ядерных образованиях соответствующих нервов, может замыкаться прямо в коре.

В онтогенезе становление как отдельных звеньев, так и анализатора в целом тесно связано с развитием функциональных особенностей различных анализаторов.

Ретикулярная формация при передаче раздражения играет промежуточную роль между периферическими и центральными звеньями анализаторов. В связи с развитием структур конечного мозга, кортикобулбарных, кортикоспинальных, кортикопонтocerebellарных путей происходит перемещение и уменьшение объема ретикулярной формации во всех отделах стволовой части мозга. Чем более развита кора и ее связи, тем менее развита ретикулярная формация. Недооценка роли специфич-

ческих раздражений, идущих по периферическим звеньям анализаторов, и их прямых связей с корой привело авторов к ошибочным теоретическим обобщениям о ведущей роли ретикулярной формации в активации коры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные по онтогенезу проводящих путей мозга позволяют прийти к выводу, что дифференцировка проводящих путей по отдельным анализаторам более отчетливо выявляется во второй половине внутриутробного развития. Характерные особенности хода проводящих путей зрительного, слухового, обонятельного, вкусового, кожного, двигательного и других анализаторов выявляются уже к моменту рождения. После рождения продолжается их дальнейшее развитие, они приобретают извилисто-волнообразный ход, изменяются их объемные соотношения, шире и многообразнее становятся связи между отдельными звеньями анализаторов.

На более ранних стадиях пре- и постнатального онтогенеза проводящие пути анализаторов имеют слабо выраженную рассеянную структурную организацию, далее они становятся более компактными и концентрированными, что связано с их специализацией по функционально различным анализаторам. У новорожденных обнаруживаются типичные для каждой системы топографические взаимоотношения, которые в дальнейшем меняются в сторону увеличения и усложнения объемных и топографо-анатомических взаимоотношений.

Периферические звенья анализаторов обособляются и дифференцируются на 5-м месяце внутриутробного развития, а центральные звенья — на 6-м месяце. Афферентные пути формируются раньше, чем эфферентные. Проводящие пути тегментального, филогенетически более старого, отдела мозгового ствола развиваются раньше, чем базального, филогенетически более нового, отдела стволовой части мозга.

Процесс формирования отдельных пучков волокон связан с обособлением и специализацией ядерных образований.

В связи с развитием коры идет прогрессивное нарастание проводящих путей больших полушарий и базального отдела мозгового ствола. Отмечается определенная последовательность в развитии проводящих путей: вначале формируются проекционные пути, потом комиссуральные, а затем уже ассоциационные.

Развитие парной и сочетанной деятельности конечного мозга находится в прямой зависимости от развития комиссуральных и ассоциационных путей. Чем сильнее развиты комиссуральные и ассоциационные пути, тем полнее и многообразнее должна быть парная и сочетанная деятельность между корковыми концами анализаторов. Развитие задней, филогенетически более новой, части передней спайки находится в прямой зависимости от развития корковых концов зрительного и слухового анализаторов. Передняя спайка является анатомическим субстратом парной деятельности не только древней, но и новой коры. Мозолистое тело является спайкой не только новой коры, как это принято считать, но и старой коры и подкорки.

У взрослых чаще, чем у плодов и детей, отмечается асимметрия проводящих путей мозга.

Вследствие интенсивного роста коры меняются соотношения между периферическим и центральным звеньями анализаторов в сторону увеличения центральных звеньев.

Периферические звенья анализаторов связаны не только с ядерными образованиями черепномозговых нервов, но и непосредственно с корой, что меняет общепринятое положение о связях периферического отдела анализатора только с ядерными образованиями мозгового ствола. Эти связи создают возможность для передачи импульсов прямо в кору, минуя промежуточные образования, что в значительной степени расширяет структурные и функциональные возможности периферических звеньев анализаторов.



С. А. Савицкий

РИСУНКИ

(1—141)

Рис. 1. Схема развития головного мозга позвоночных (Куленбек).

I — стадия двух пузырей; II — стадия трех пузырей; III — стадия пяти пузырей; *ac* — архэнцефалон; *ag* — глазной пузырь; *cd* — *chorda dorsalis*; *cn* — *canalis neurentericus*; *dc* — дейтерэнцефалон; *di* — диэнцефалон; *ep* — эпифиз; *h* — *torus hemisphaericus*; *i* — *infundibulum*; *mc* — мезэнцефалон; *mt* — метэнцефалон; *my* — миелинэнцефалон; *np* — невропор; *pc* — проэнцефалон; *pv* — вентральная складка мозга; *rh* — ромбэнцефалон; *rn* — *recessus neurentericus*; *t* — телэнцефалон.

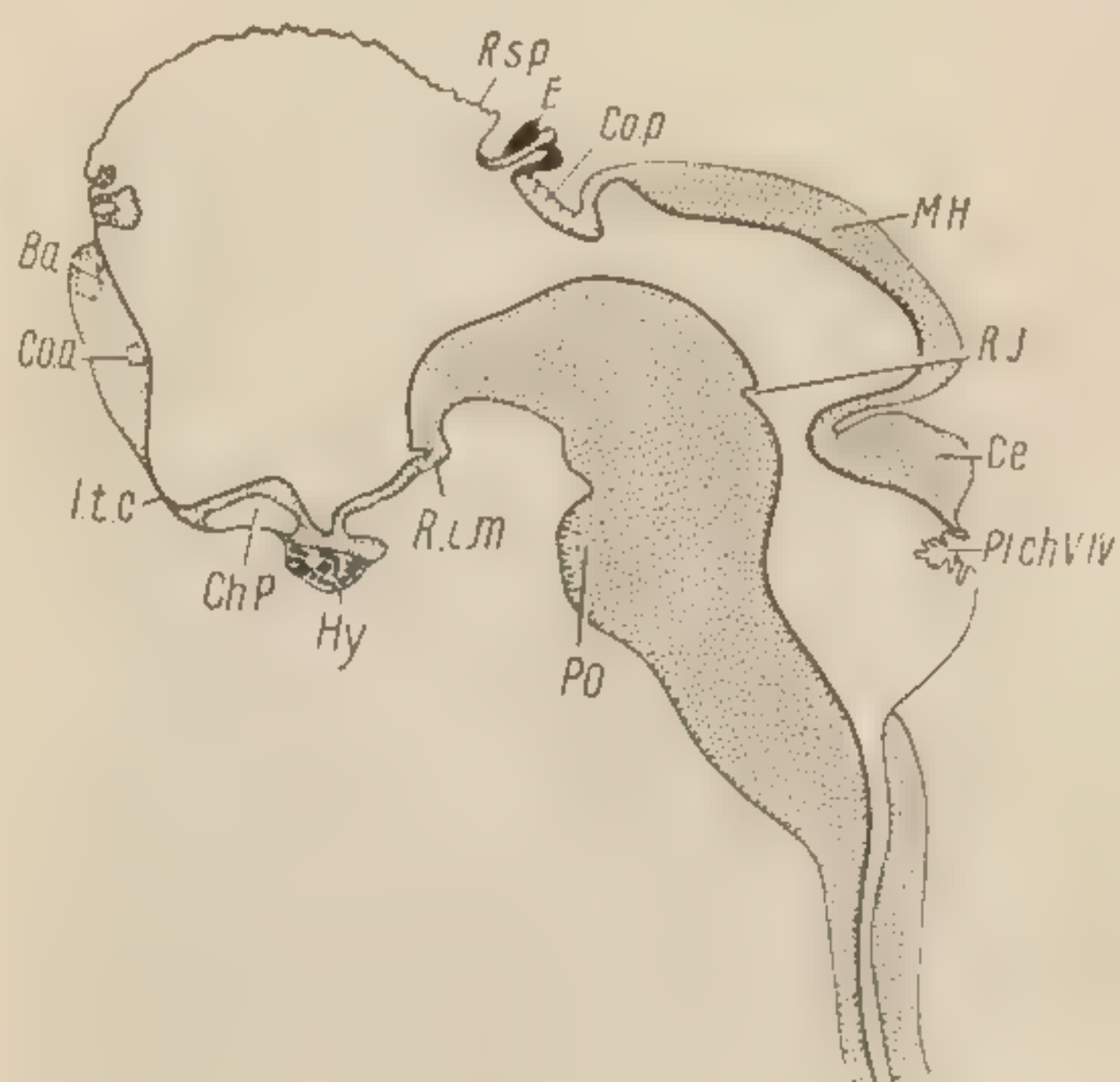
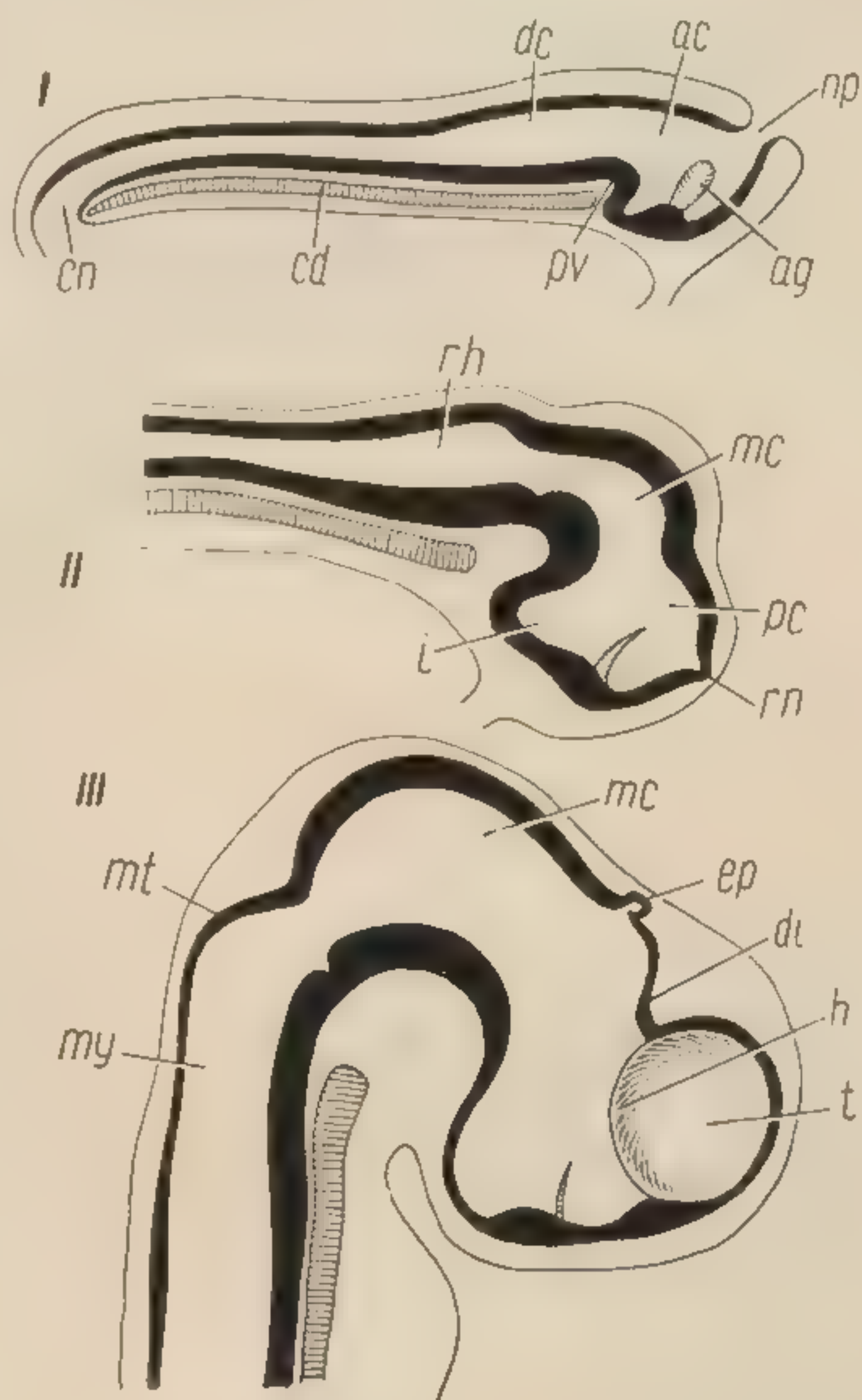


Рис. 2. Разрез по средней линии через мозг эмбриона человека 68 мм теменно-копчиковой (т. к.) длины (Гохштеттер).

Ba — мозолистое тело; *Ce* — мозжечок; *Ch. P* — хиазмальная пластинка; *Co. a* — передняя комиссура; *Co. p* — задняя комиссура; *E* — эпифиз; *Hy* — гипофиз; *I.t.c* — *lamina terminalis*; *M.H.* — средний мозг; *Pl. ch. V, IV* — сосудистое сплетение; *Po* — варолиев мост; *R. i. m* — *recessus inframillaris*; *R. J* — *recessus isthmi*; *R. s. p* — *recessus suprapinealis*.

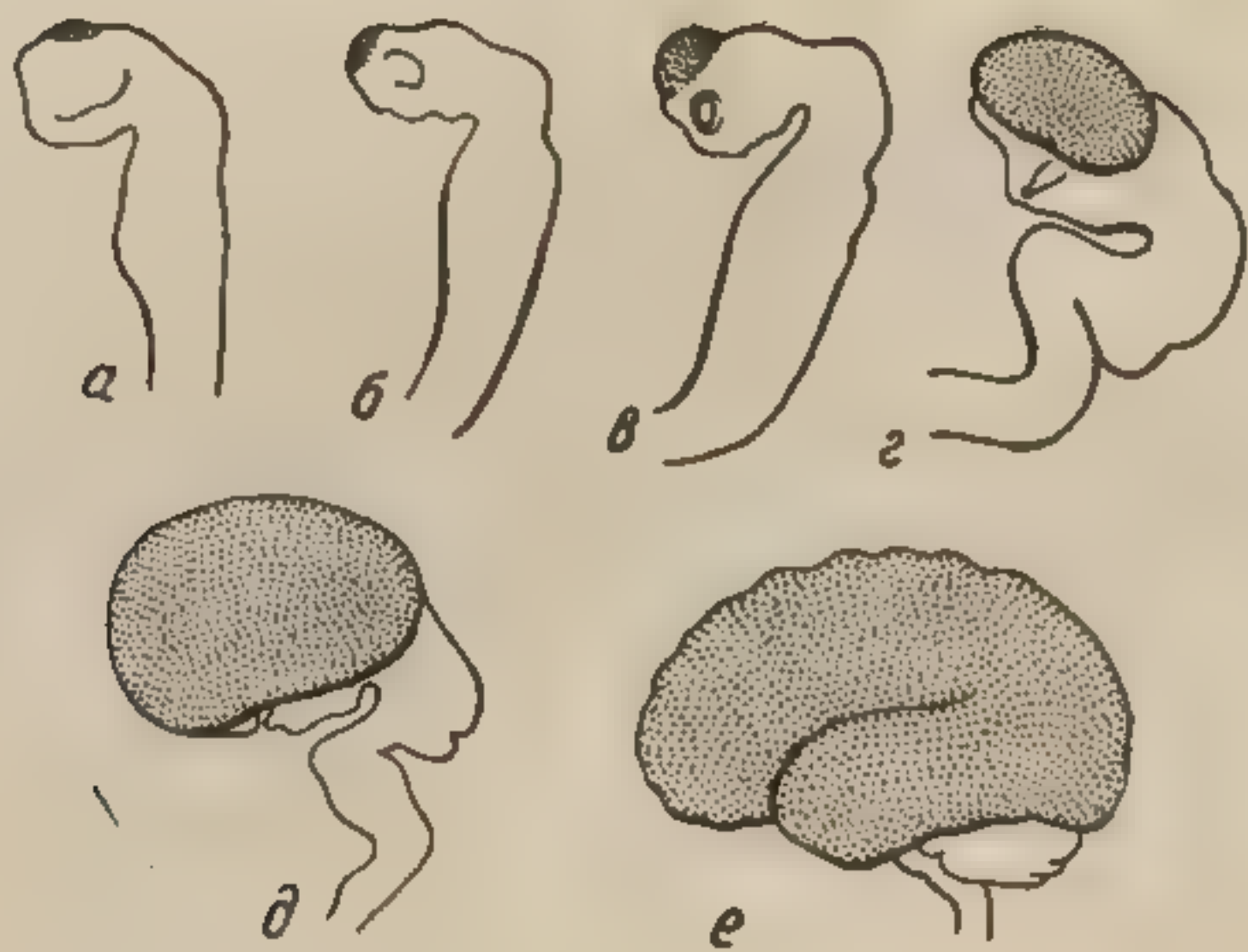


Рис. 3. Боковая поверхность мозга человека в различных стадиях эмбрионального развития — конечный мозг заштрихован (Геррик).

а — в возрасте двух недель; б — трех недель; в — четырех недель; г — восьми недель; д — шести месяцев; е — мозг взрослого человека.

Рис. 4. Строение стенки конечного мозга в процессе формирования коры (Экономо).

li, le — внутренняя и наружная пограничные мембраны; М — материнский слой; z, z¹, z² — межуточный слой; Рц — корковая пластика; RS — краевой слой; Р — мягкая мозговая оболочка

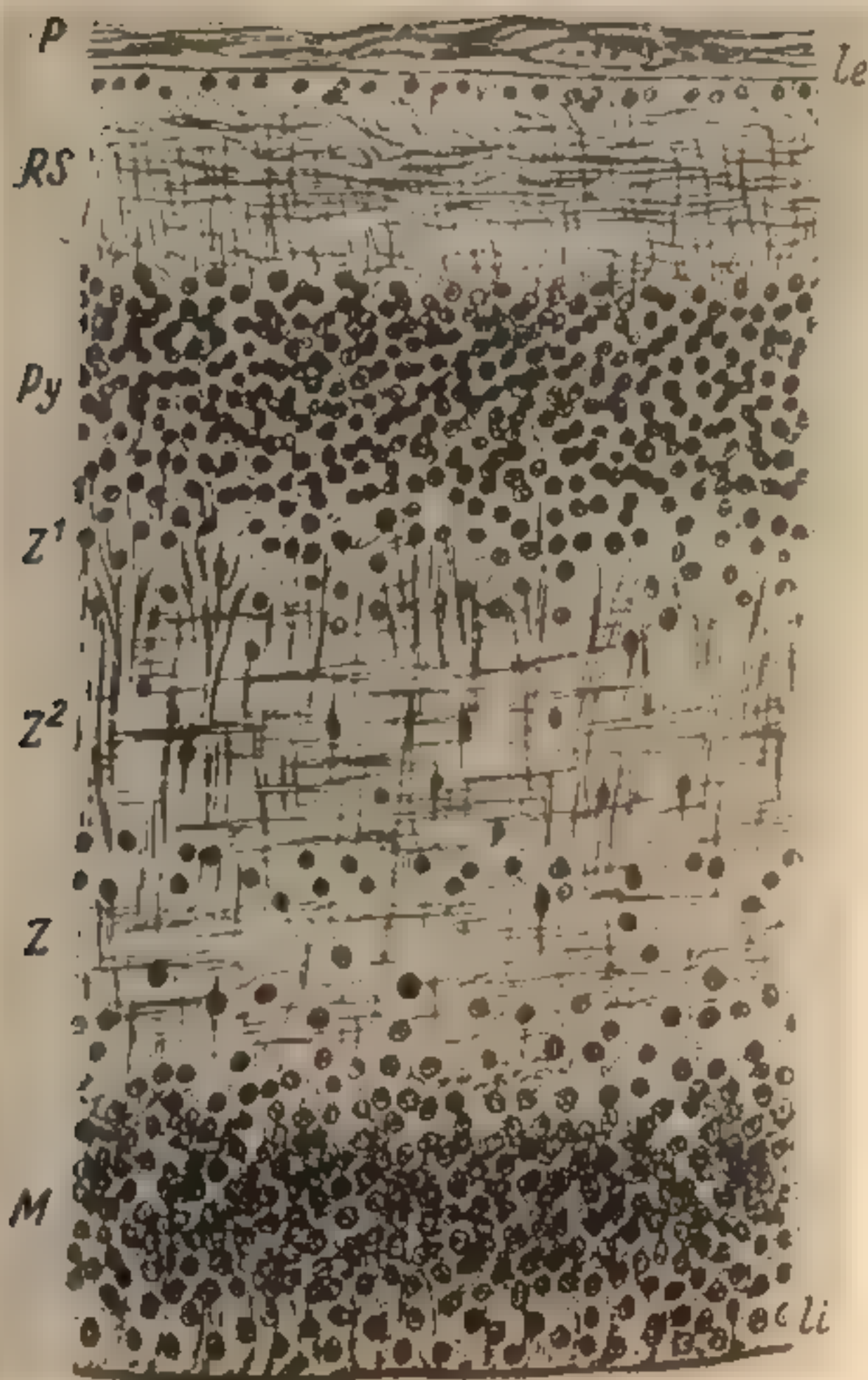


Рис. 5. Фронтальный срез через
мозг 1-го зувного моста
показывающий развитие
коры головного мозга.
А — амнион; В — базальная ганглии;
С — субархивентрикулярная зона;
Д — дентатая извилина;
Е — височная извилина;
Ж — лобная извилина;
З — затылочная извилина;
И — теменная извилина;
К — корковая пластика;
Л — лобная извилина;
М — мозжечок;
Н — надбугорчатая ганглии;
О — олигосенитарная зона;
П — пирамида;
Р — ретикулярная формация;
С — субархивентрикулярная зона;
Т — теменная извилина;
У — улитка;
Ф — фистула;
Х — хвостатое ядро;
Ц — цистерна;
Ч — чашечка;
Ш — шов;
Щ — щель;
Ъ — ядро;
Ы — язык;
Ь — ядро;
Э — эпендима;
Ю — юкстаганглиозная зона;
Я — ядро;
Л — лобная извилина;
З — затылочная извилина;
И — теменная извилина;
К — корковая пластика;
Л — лобная извилина;
М — мозжечок;
Н — надбугорчатая ганглии;
О — олигосенитарная зона;
П — пирамида;
Р — ретикулярная формация;
С — субархивентрикулярная зона;
Т — теменная извилина;
У — улитка;
Ф — фистула;
Х — хвостатое ядро;
Ц — цистерна;
Ч — чашечка;
Ш — шов;
Щ — щель;
Ъ — ядро;
Ы — язык;
Ь — ядро;
Э — эпендима;
Ю — юкстаганглиозная зона;
Я — ядро



Рис. 5. Фронтальный срез через мозг плода человека в начале 3-го лунного месяца (35 мм теменно-копчиковой длины).

A — архикортекс; *Caud* — nucleus caudatus; *Ch* — plexus chorioideus; *GH* — ганглиозный бугор; *M* — foramen Monroi; *NC* — неокортекс; *PA* — периа́рхикортекс; *PC* — палеокортекс; *PP* — перипалеокортекс; *Put* — putamen (20 : 1).

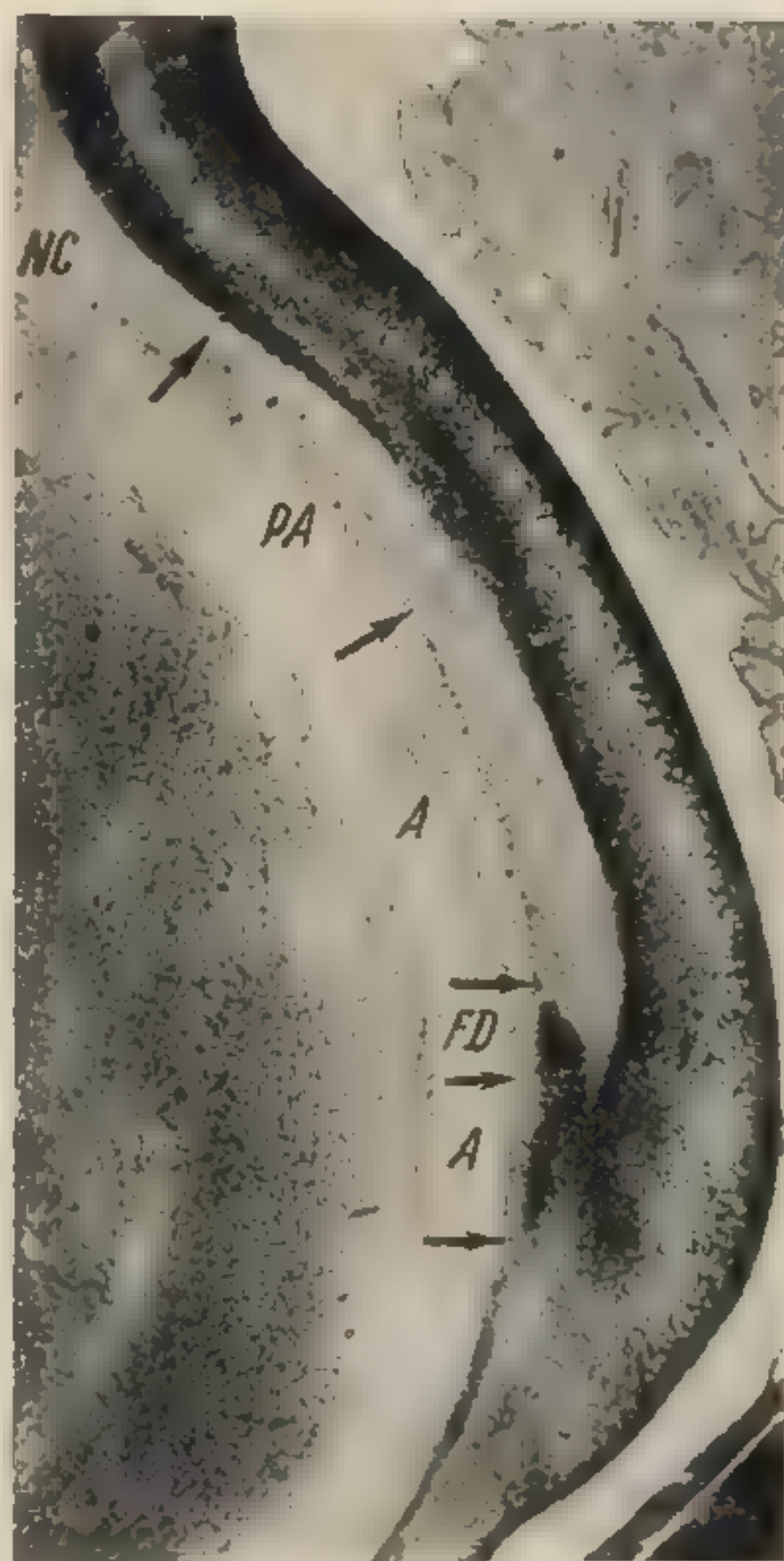


Рис. 6. Фронтальный срез через мозг плода человека в начале 4-го лунного месяца (80 мм теменно-копчиковой длины).

Перекрытие неокортикальной пластинкой архикортикальной пластинки в пределах периа́рхикортикальной зоны. *A* — аммонов рог; *FD* — зубчатая фасция; *NC* — неокортекс; *PA* — периа́рхикортикальная зона (20 : 1).

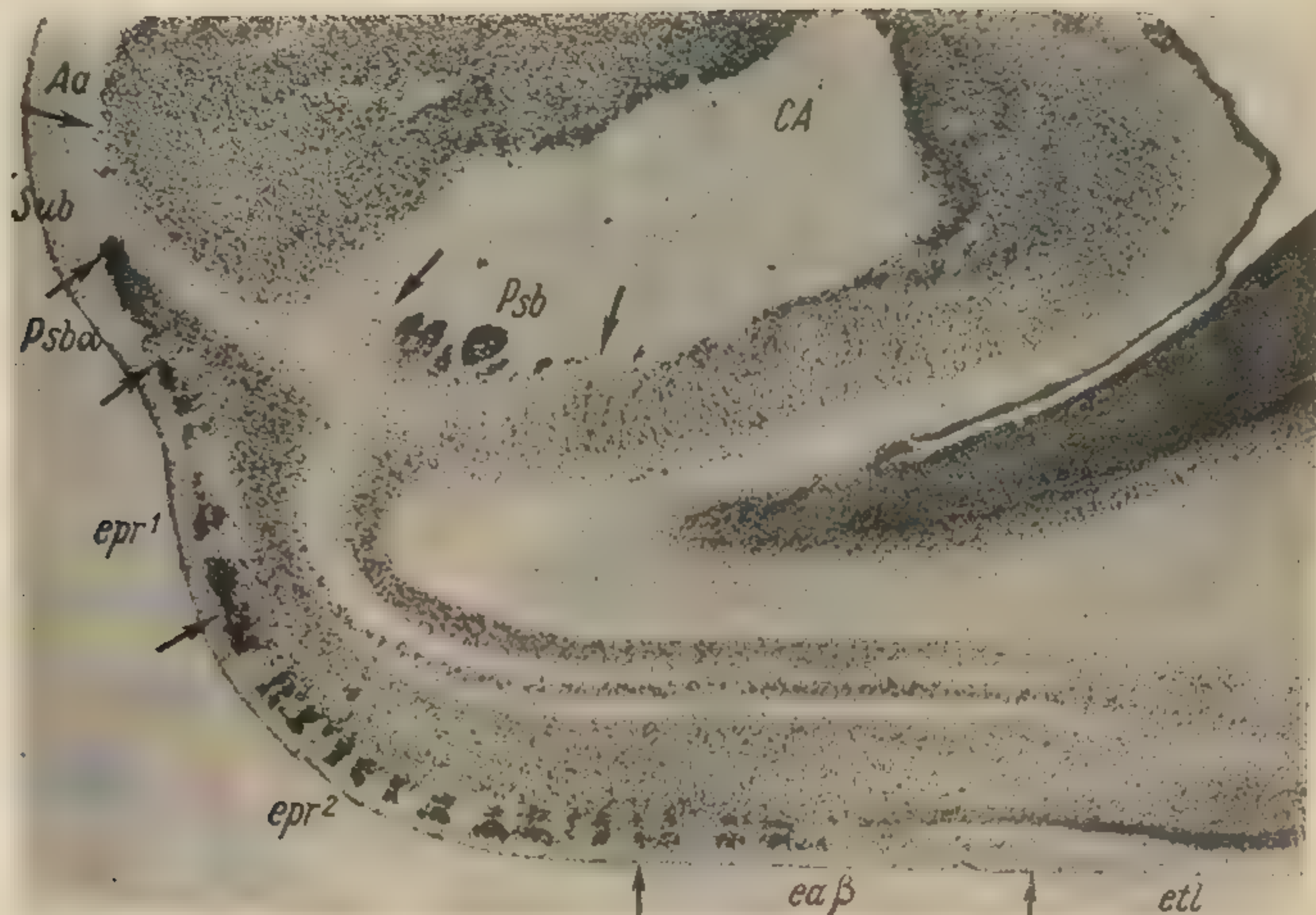


Рис. 7. Фронтальный срез через мозг плода человека 5 лунных месяцев (180 мм теменно-копчиковой длины).

Энторинальные поля epr^1 (только $Diss^2$), epr^2 ($Diss^1$ и $Diss^2$), $ea\beta$ (только $Diss^1$), etl — переходное поле к неокортексу (сглаживающаяся $Diss^1$). В пределах поля etl — прекрасно выраженный *limes duplex* с расплавлением аммоновой пластинки в белом веществе; CA — аммонов рог; Aa — передний отдел аммонова рога; Sub — subiculum; $Psba$ — praesubiculum anterius (20 : 1).

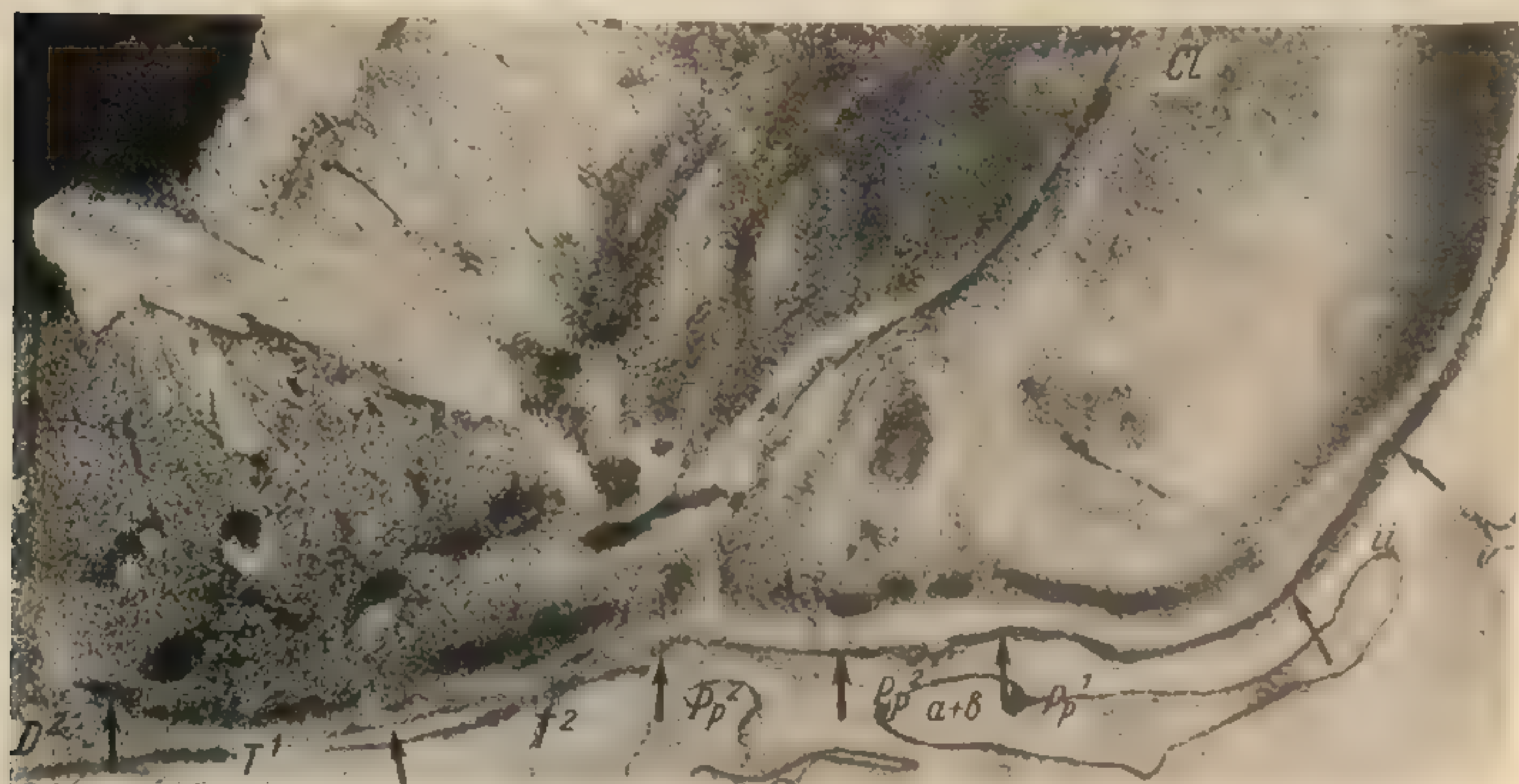


Рис. 8. Фронтальный срез через мозг плода человека 4 лунных месяцев (130 мм теменно-копчиковой длины). Палеокортекс и перипалеокортикальная зона.

Cl — claustrum; ii^0 , ii — переходные инсулярные поля (перипалеокортекс); $Pr^2 a+\beta$ — переходные поля между основными перипиформными полями Pr^1 и Pr^2 ; D^2 — диагональная область; T^1 и T^2 — обонятельный бугорок (20 : 1).

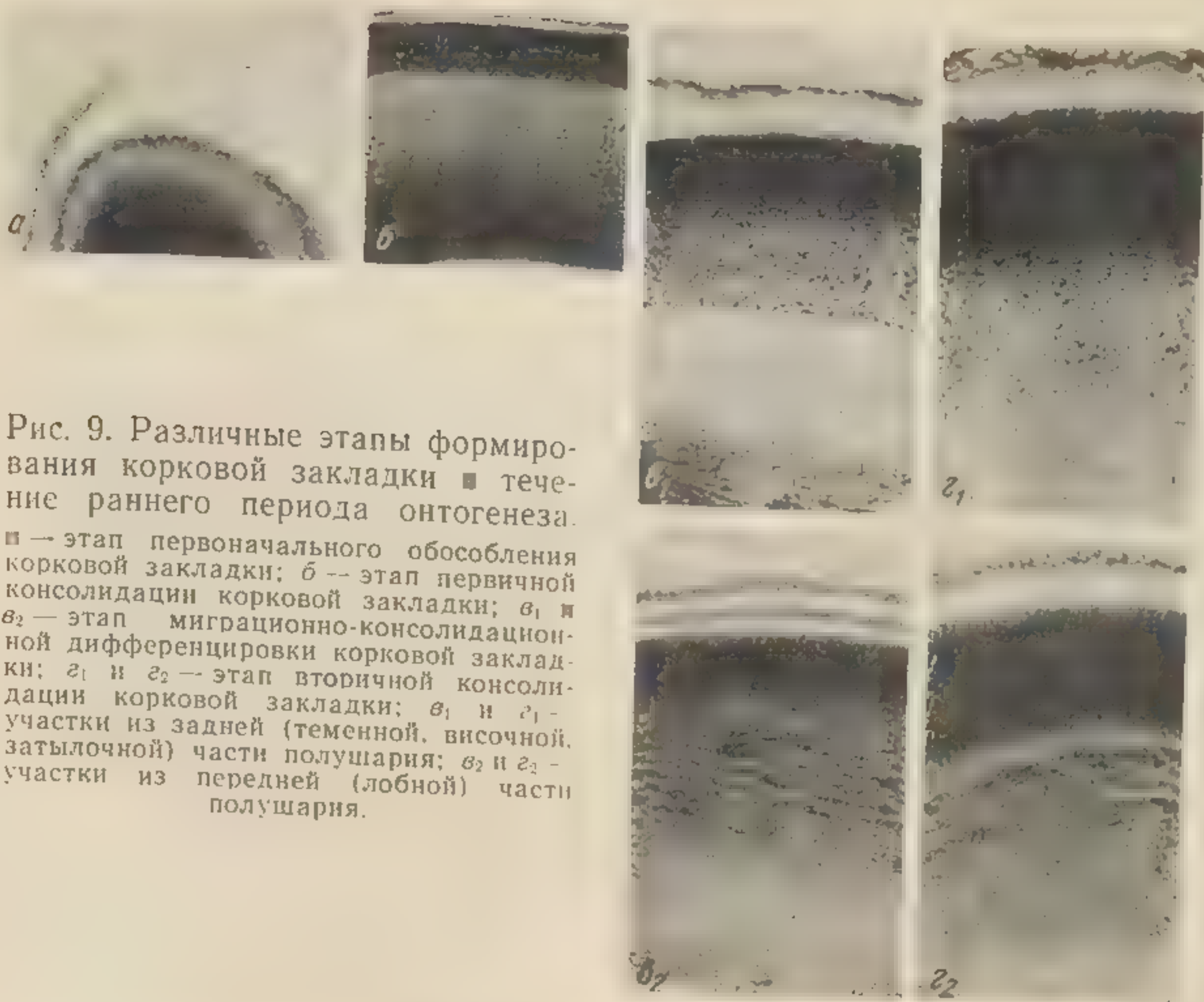


Рис. 9. Различные этапы формирования корковой закладки и течение раннего периода онтогенеза. а — этап первоначального обособления корковой закладки; б — этап первичной консолидации корковой закладки; в₁ и в₂ — этап миграционно-консолидационной дифференцировки корковой закладки; г₁ и г₂ — этап вторичной консолидации корковой закладки; в₁ и г₁ — участки из задней (теменной, височной, затылочной) части полушария; в₂ и г₂ — участки из передней (лобной) части полушария.

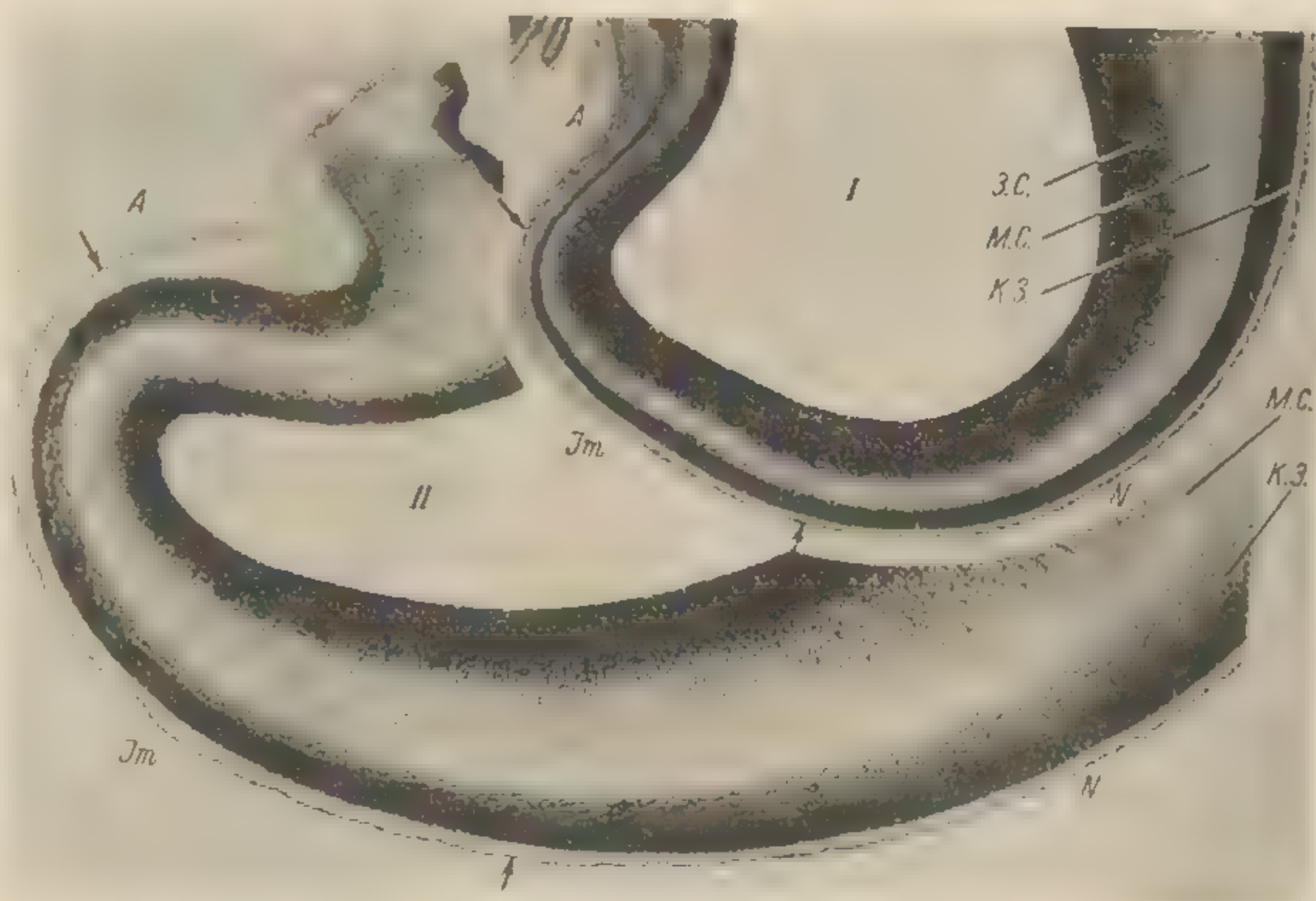


Рис. 10. Различия в цитоархитектонической дифференцировке и в темпах миграции невробластов в районах формирования старой, межуточной и новой коры на ранних стадиях онтогенеза. Фронтальные срезы через нижнюю часть полушария у плодов 2 лунных месяцев и 3 недель (I) и 3 лунных месяцев и 1 недели (II).

А — старая (аммонова) кора; *Im* — межуточная кора (энторинальная область); *N* — новая кора; *K. З.* — корковая закладка; *М. С.* — межуточный слой стенки полушария; *З. С.* — зародышевый слой (матрикс) стенки полушария.

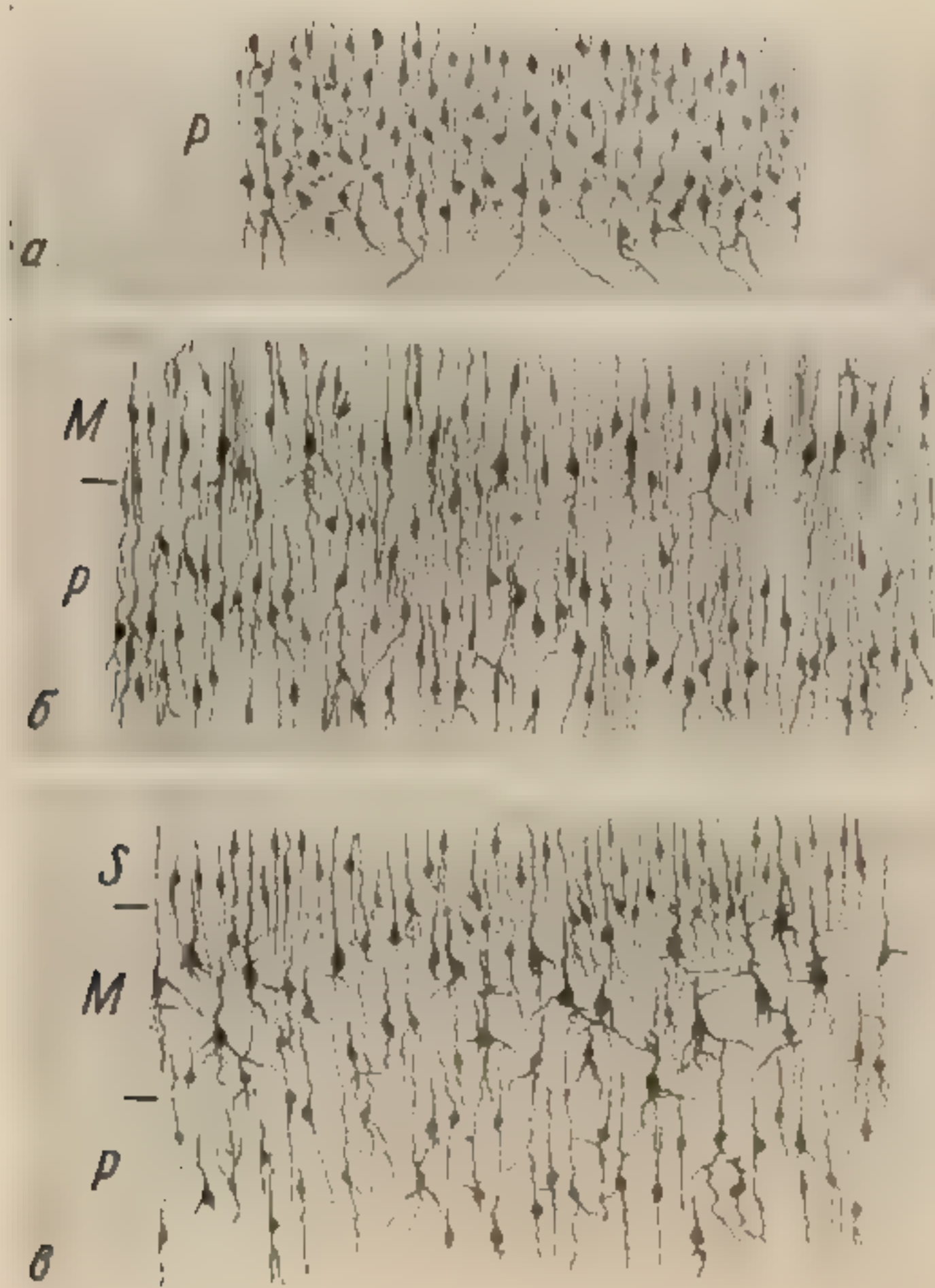
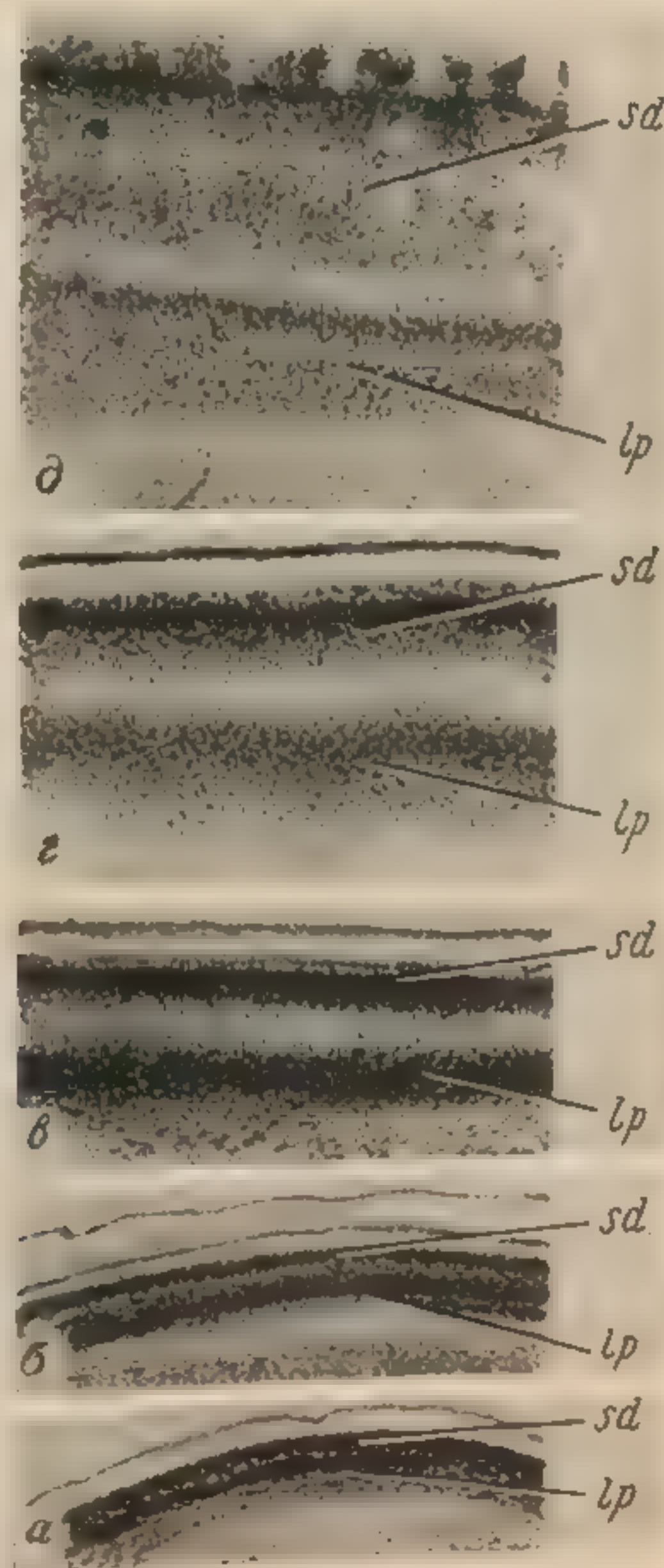


Рис. 11. Дифференцировка нейронов корковой закладки ■ течение раннего периода онтогенеза.

a — 2 лунных месяца и 3 недели; *б* — 3 лунных месяца и 3 недели; ■ — 4 лунных месяца и ■ недели; *P* — закладка глубокой зоны поперечника коры; *M* — закладка средней зоны поперечника коры; *S* — закладка поверхностной зоны поперечника коры.

Рис. 12. Расщепление поперечника закладки межзачаточной коры (энторинальная область) ■ пренатальном онтогенезе.

a — 3 лунных месяца; *б* — 3 лунных месяца и 1 неделя; *в* — 4 лунных месяца и 1 неделя; *г* — 4 лунных месяца ■ 3 недели; *д* — 5 лунных месяцев и 1 неделя; *lp* — слой клеток, лежащий ниже светлой полосы расщепления; *sd* — слой клеток, лежащий выше светлой полосы расщепления. Обратите внимание на миграцию невробластов сквозь полосу расщепления по направлению к поверхности.



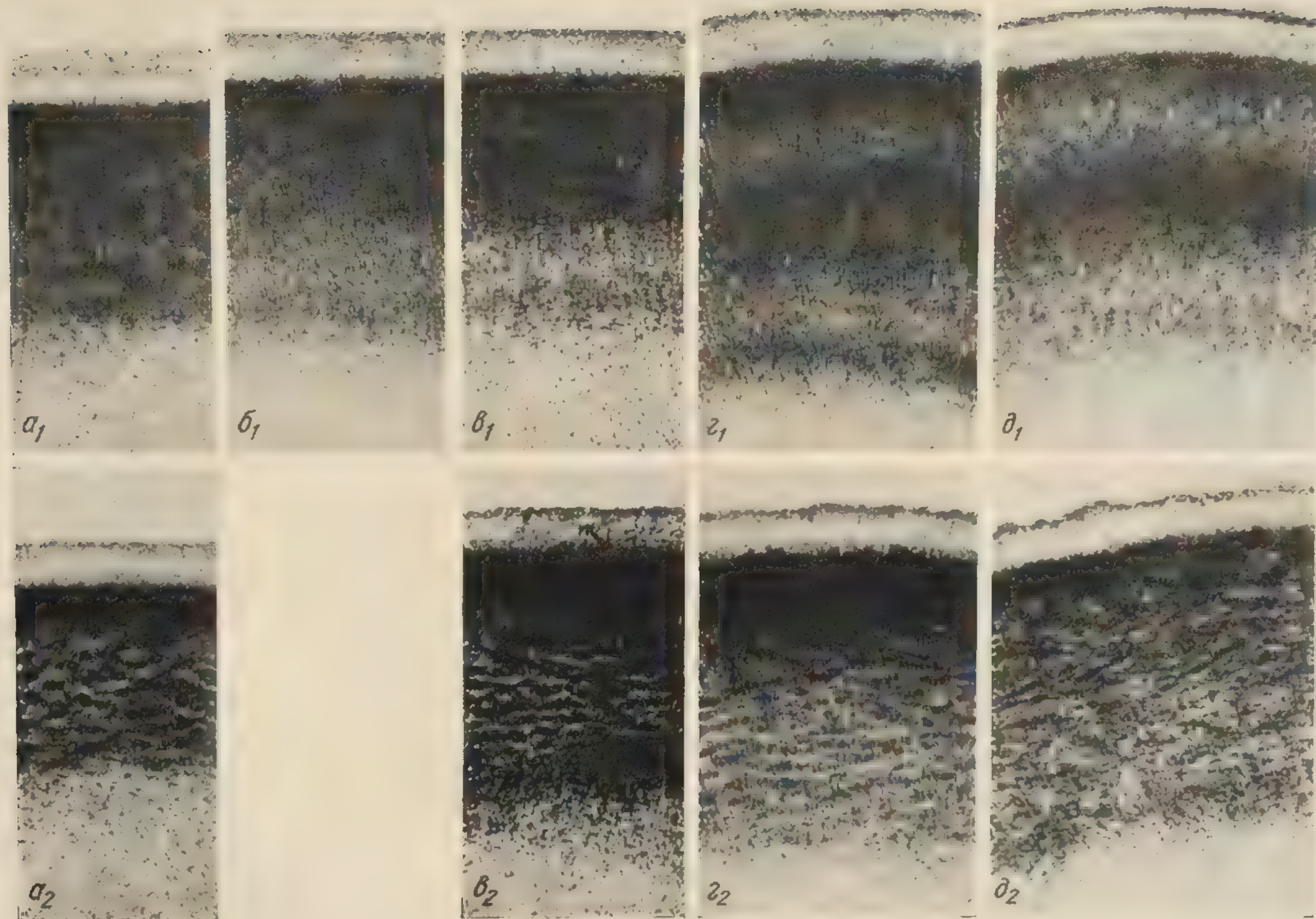


Рис. 13. Различные
типы предвари-
тельной дифферен-
цировки коры на
слои.

Верхний ряд: a_1 — тип
EI; $б_1$ — тип EII; $в_1$ —
тип EIII; $г_1$ и $д_1$ —
тип EIV; a_2 , $б_2$, $г_2$,
 $д_2$ — тип EN.

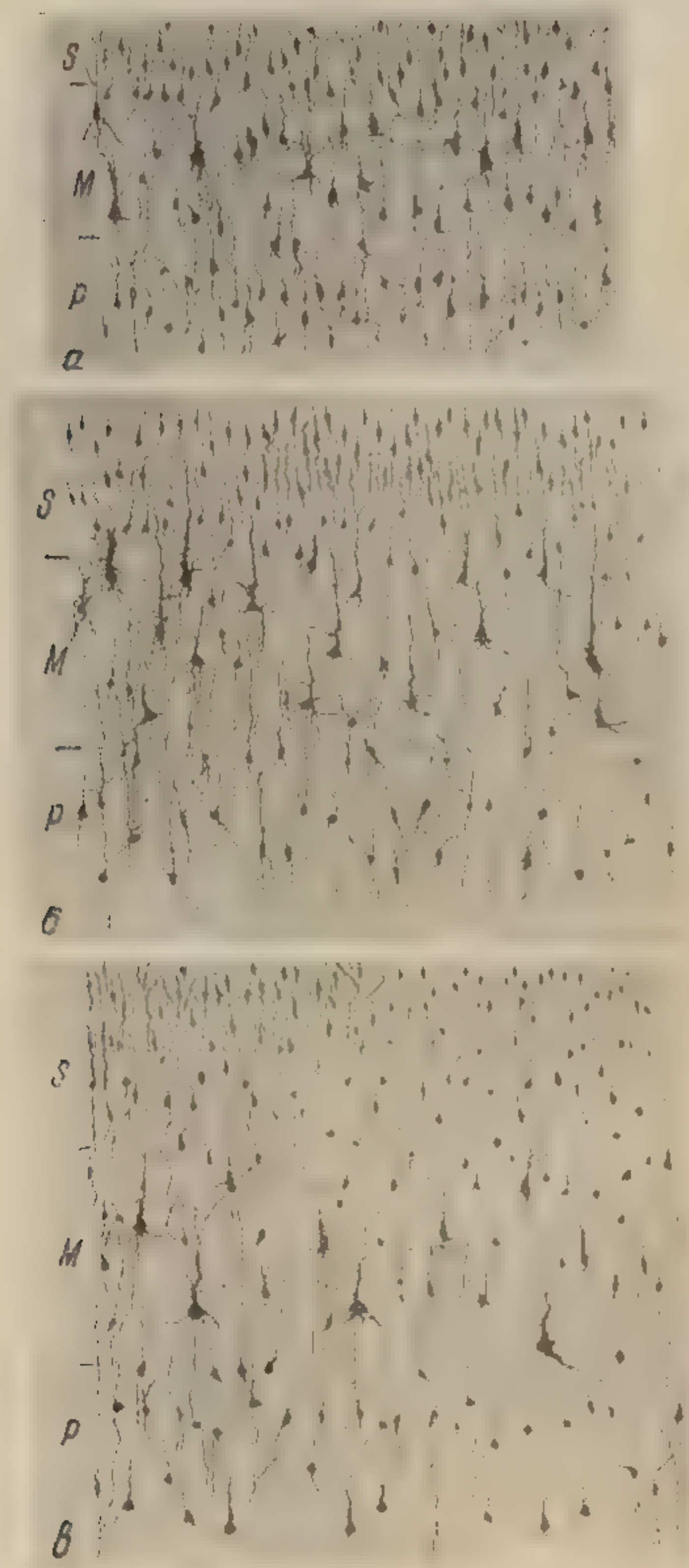


Рис. 14. Дифференцировка нейронов коры в течение среднего периода онтогенеза.

а — 5 лунных месяцев; б — 5½ лунных месяцев; в — на 7-м лунном месяце; остальные обозначения те же, что и на рис. 11. Обратите внимание на интенсивный темп развития крупных пирамидных нейронов слоя V (см. M).

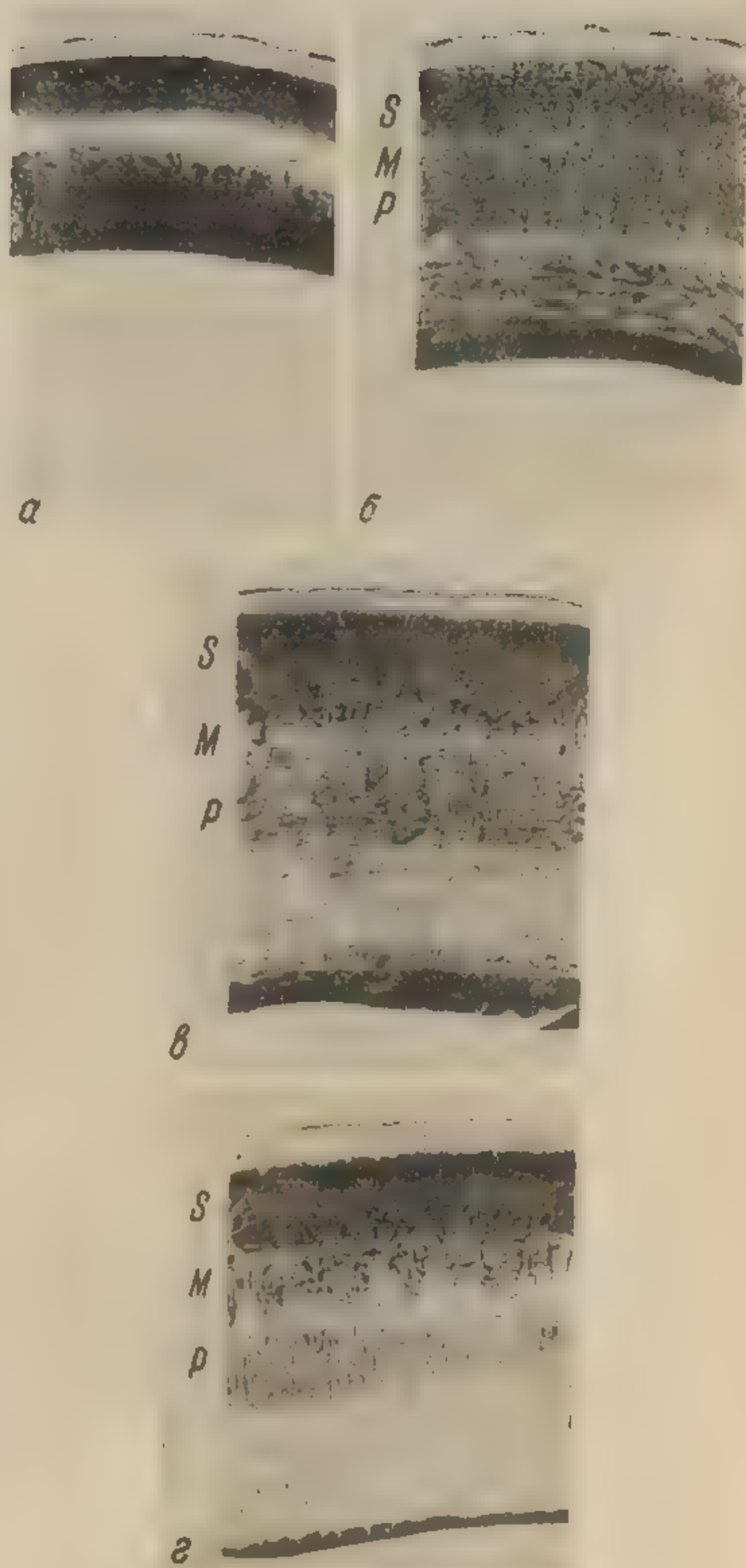


Рис. 15. Прогрессивная дифференцировка цитоархитектонических слоев коры в пренатальном онтогенезе у кролика.

а — 19 дней; б — 22 дня; в — 28 дней; г — новорожденный крольчонок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 11.

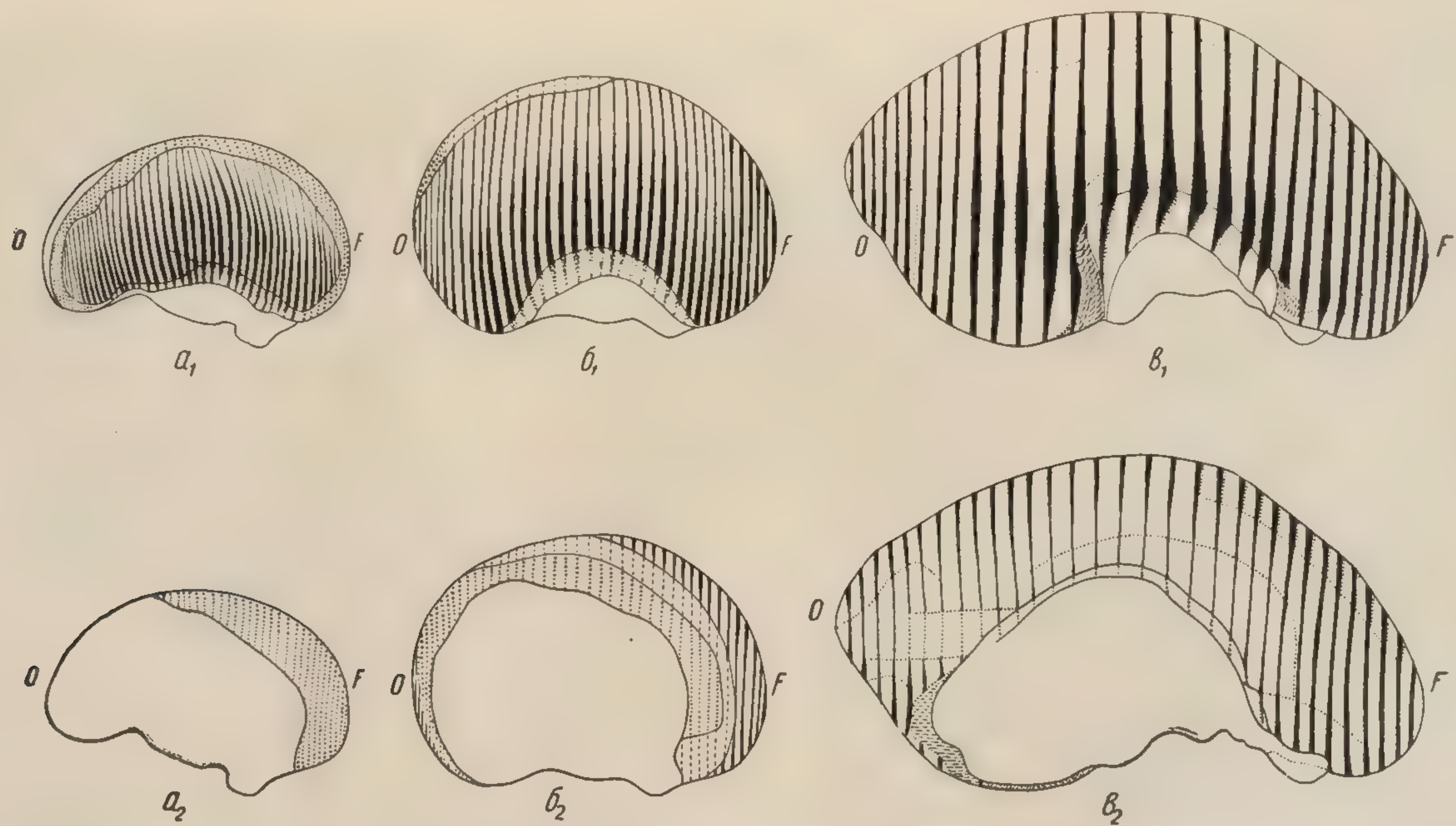


Рис. 16. Обособление корковой закладки по поверхности полушария в течение первой половины раннего периода онтогенеза.

a_1 , b_1 , v_1 — наружная поверхность полушария; a_2 , b_2 , v_2 — внутренняя поверхность полушария; a_1 и a_2 — 2 лунных месяца; b_1 и b_2 — 2 лунных месяца и 1 неделя; v_1 и v_2 — 2 лунных месяца и 3 недели; F — лобный полюс; O — затылочный полюс. Пунктиром обозначена еще не достигшая отчетливого обособления корковая закладка, сплошными полосами — отчетливо обособленная корковая закладка. Различной толщиной сплошных полос переданы изменения ширины корковой закладки по поверхности полушария. Обратите внимание на более интенсивный темп обособления корковой закладки в передней части полушария по сравнению с задней.

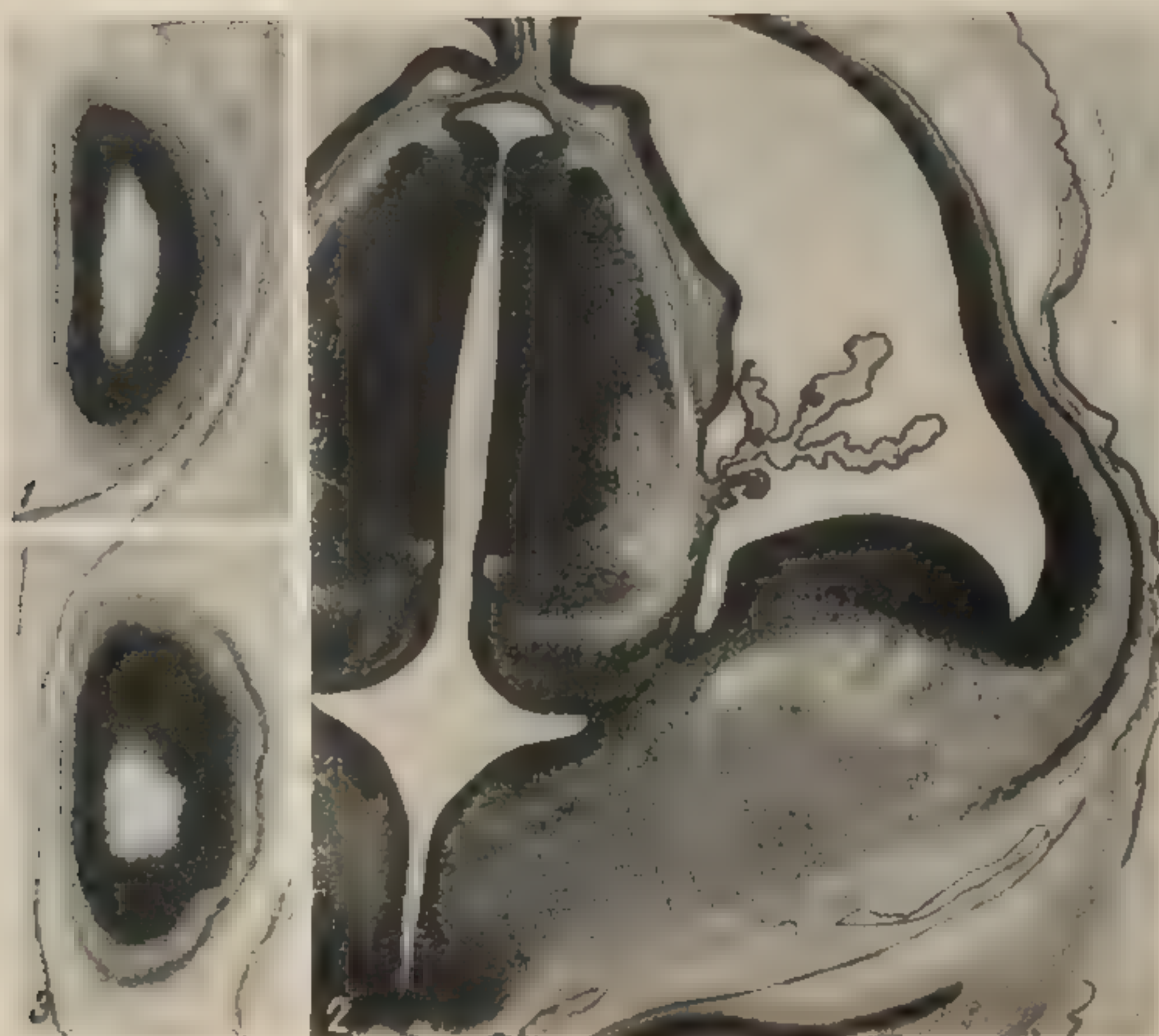


Рис. 17. Фронтальные
срезы через полуша-
рие эмбриона 2 лун-
ных месяцев.

1 — вблизи затылочного
полюса; 2 — в средней ча-
сти полушария; 3 — вбли-
зи лобного полюса.

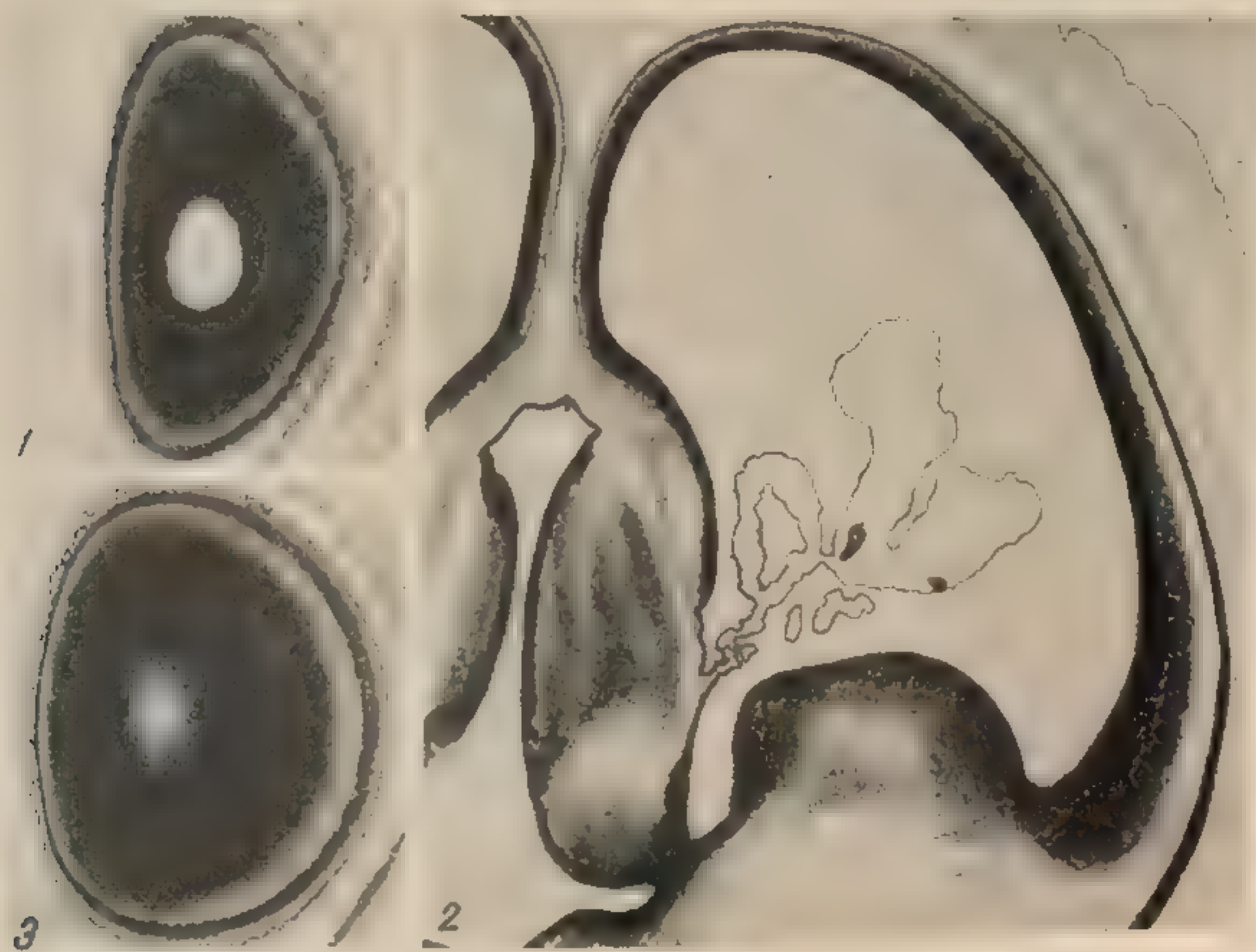


Рис. 18. Фронтальные срезы через полушарие эмбриона 9 недель.
Обозначения те же, что и на рис. 17.

Фронтальные
3 полуша.
на 2 лун-
месяцев.
затылочного
средней ча-
я; 3 — вбли-
полюса.

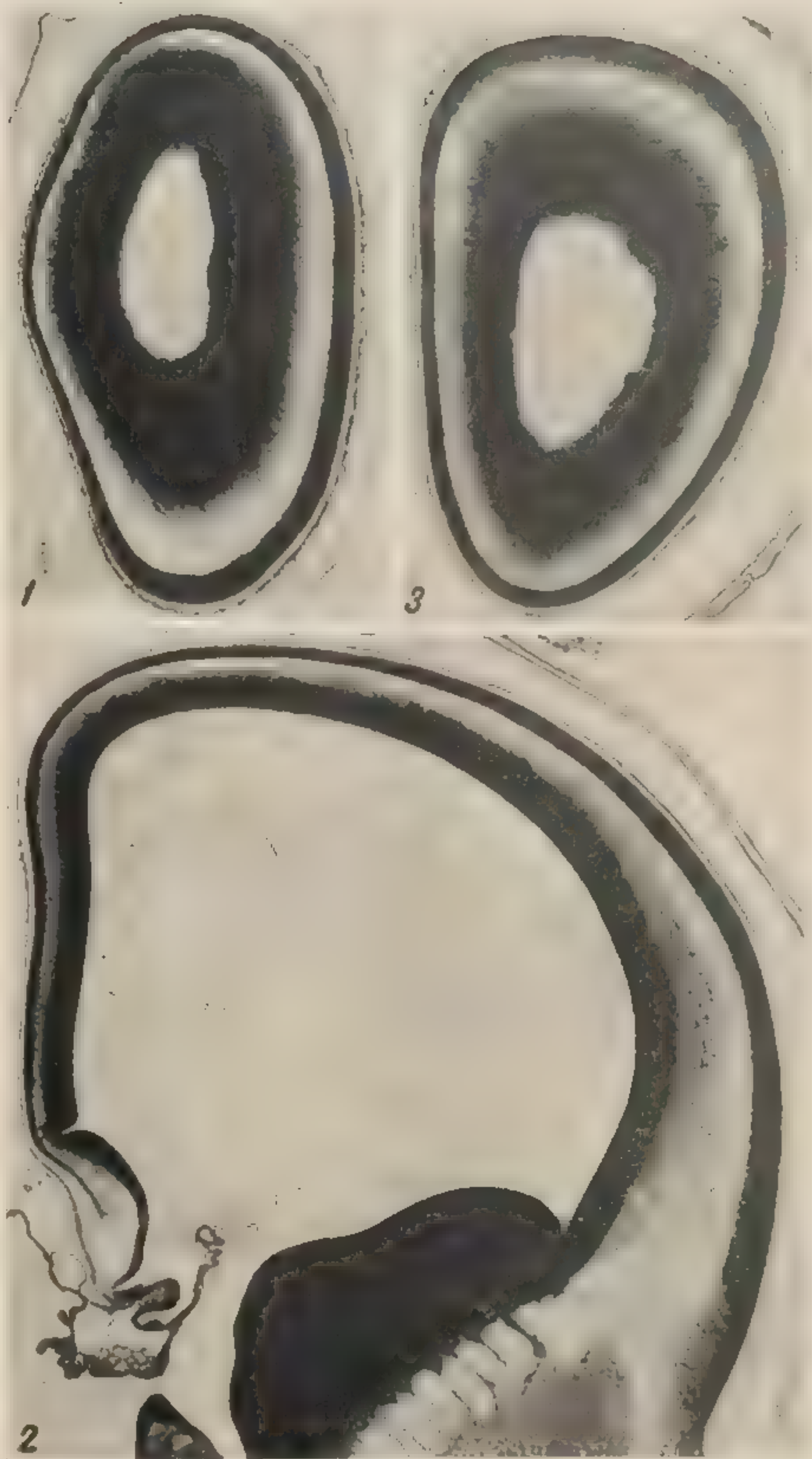


Рис. 19. Фронтальные срезы через полушарие плода
2 лунных месяцев и 3 недель.
Обозначения те же, что и на рис. 17.

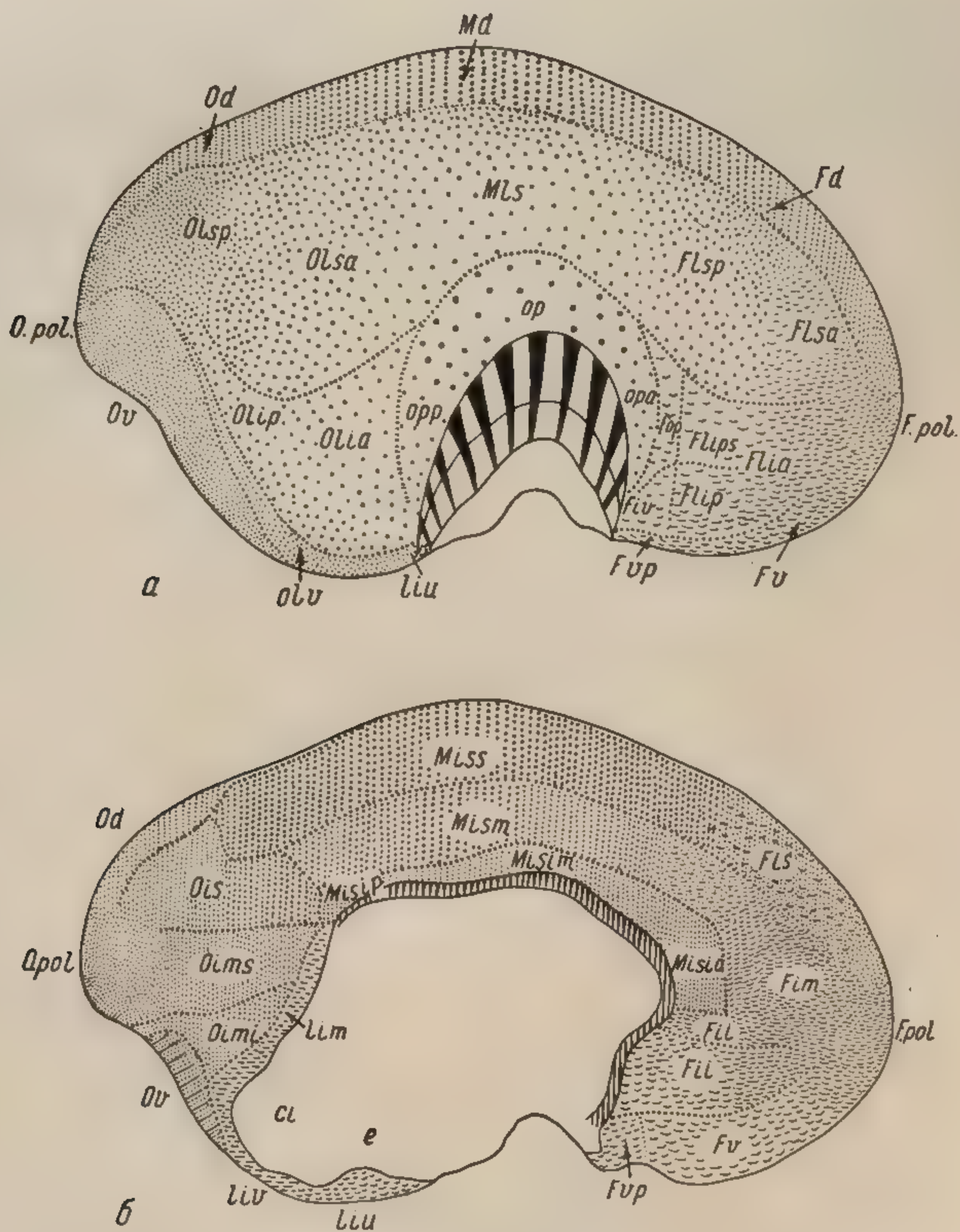


Рис. 20. Общие схемы последовательных изменений строения корковой закладки по поверхности полушария в начале второй половины раннего периода онтогенеза (3 лунных месяца и 1 неделя).

a — наружная, *б* — внутренняя поверхность полушария; *F. pol.* — лобный полюс; *O. pol.* — затылочный полюс. Степень выраженности в корковой закладке вторичной консолидации тем больше, чем меньше густота пунктира. Видно, что корковая закладка наиболее продвинулась в своем развитии в средней части наружной поверхности полушария в окружности наиболее рано консолидирующейся островковой области (*a*, *Mls*, *op*). Закладка островковой области изображена сплошными черными, истончающимися книзу, клиньями. Соответствующей штриховкой передано истончение книзу закладки лимбической области (см. *б* — полоска, окаймляющая снизу зону *Misi*). Остальные обозначения см. рис. 30 и 31 в кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., Медгиз, 1949.

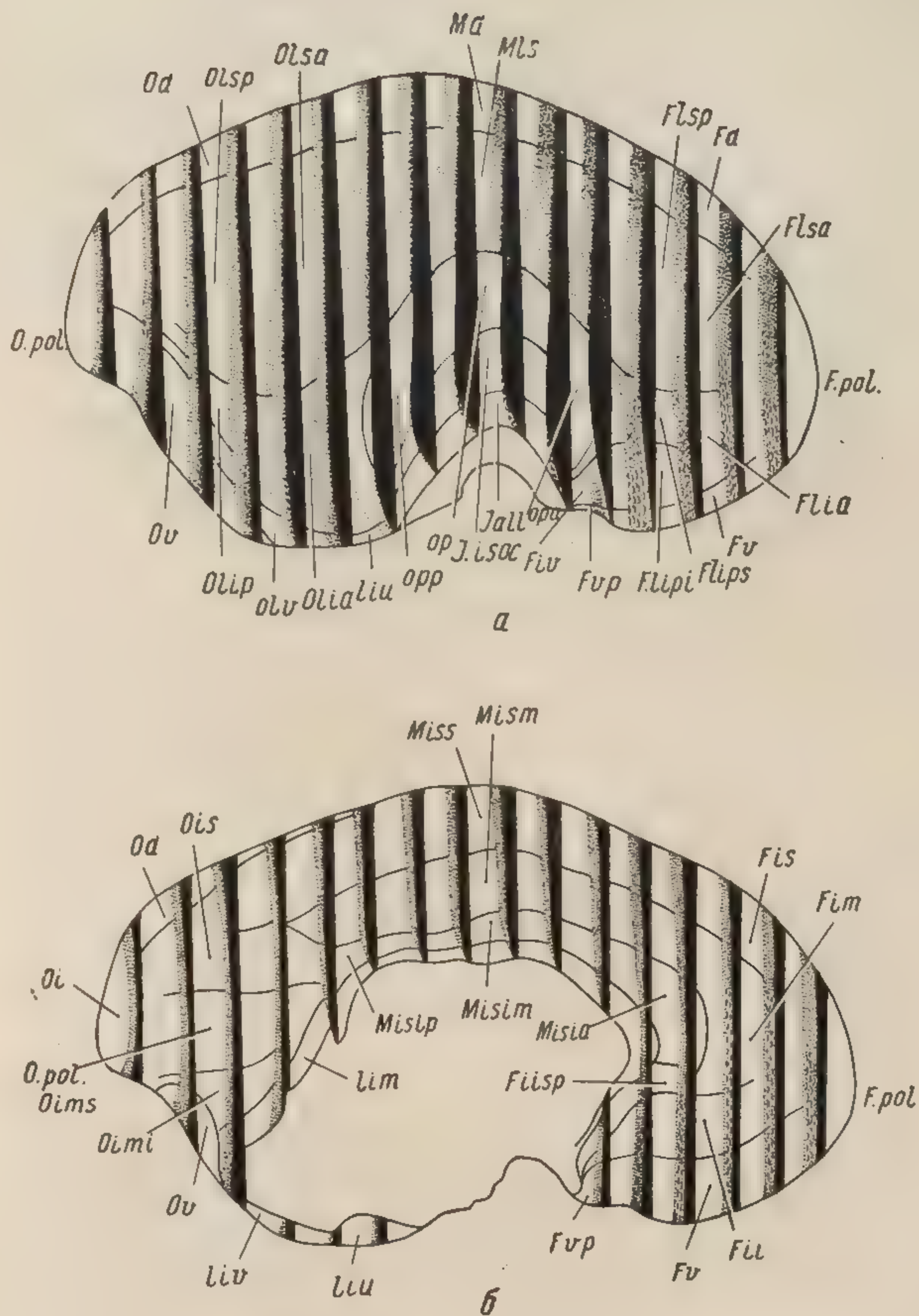


Рис. 21. Схемы распределения по поверхности полушария различных степеней миграционно-консолидационной дифференцировки корковой закладки у плода 3 лунных месяцев и 1 недели.

■ — наружная; б — внутренняя поверхность полушария. Черными полосами изображен поверхностный плотный этаж, пунктиром — разрыхленный глубокий этаж. Изменениями ширины черных полос и густоты пунктира переданы соотношения обоих этажей ■ соответствующих местах полушария. II лобной части полушария соответствующей штриховкой изображена волнистость глубокого этажа коры.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 20.

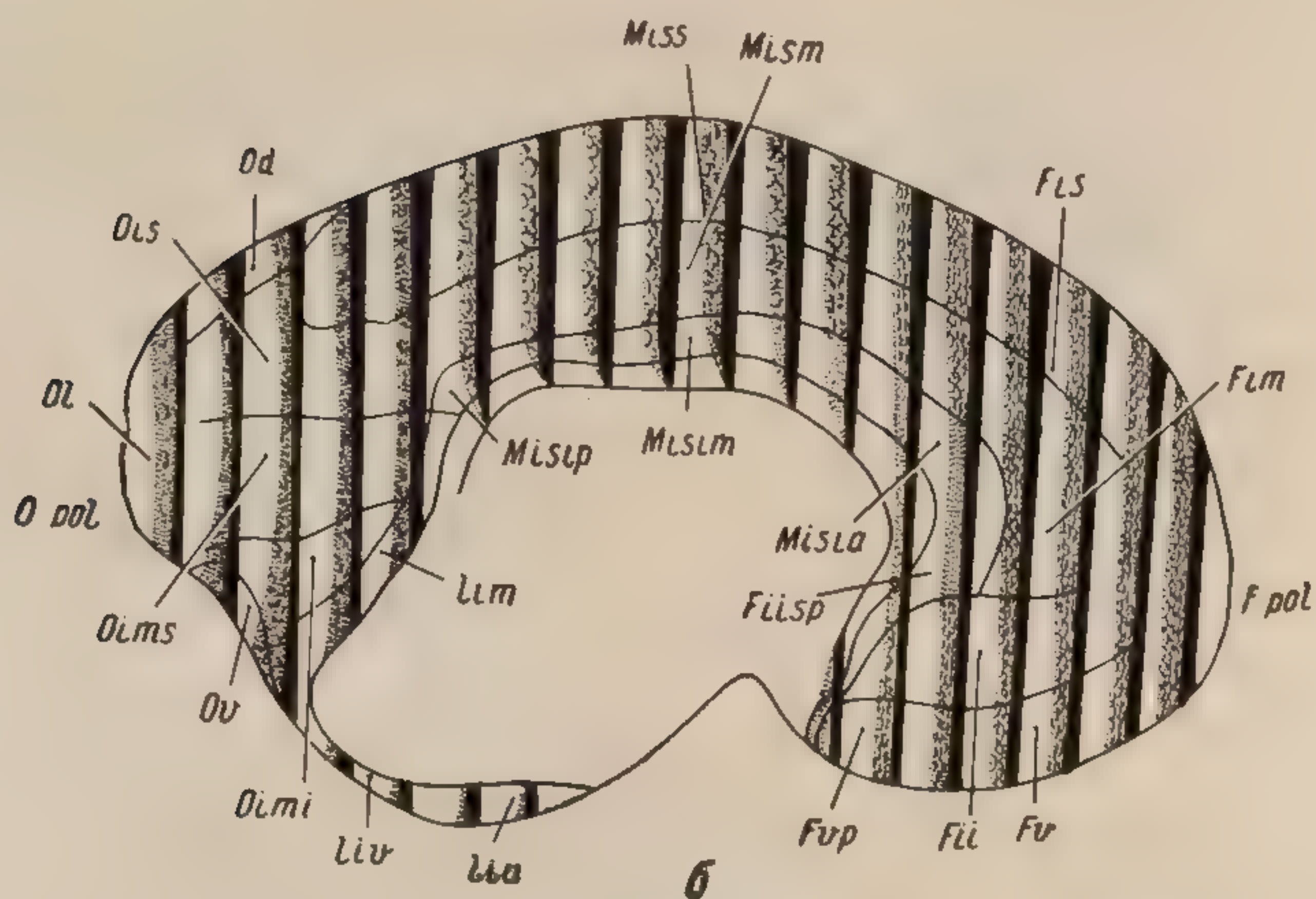
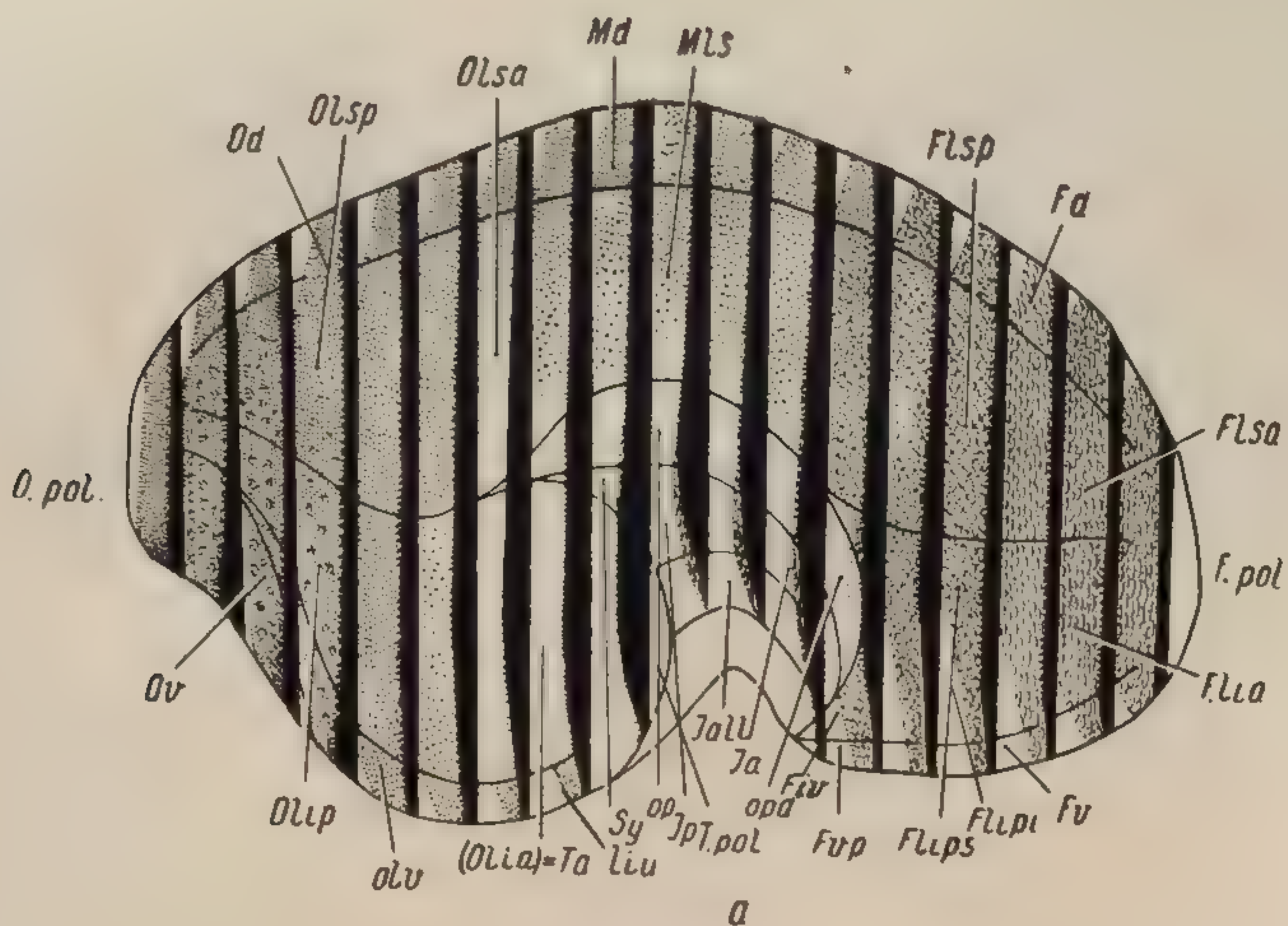


Рис. 22. Те же схемы, что и на рис. 21, у плода $3\frac{1}{2}$ лунных месяцев.
 Обозначения ■ способ изображения — как на рис. 21. По сравнению с предыдущей стадией отмечается сдвиг в сторону расширения поверхностного этажа и усиления разрыхленности глубокого этажа, с более отчетливо выступающей волнистостью в лобной части полушария.

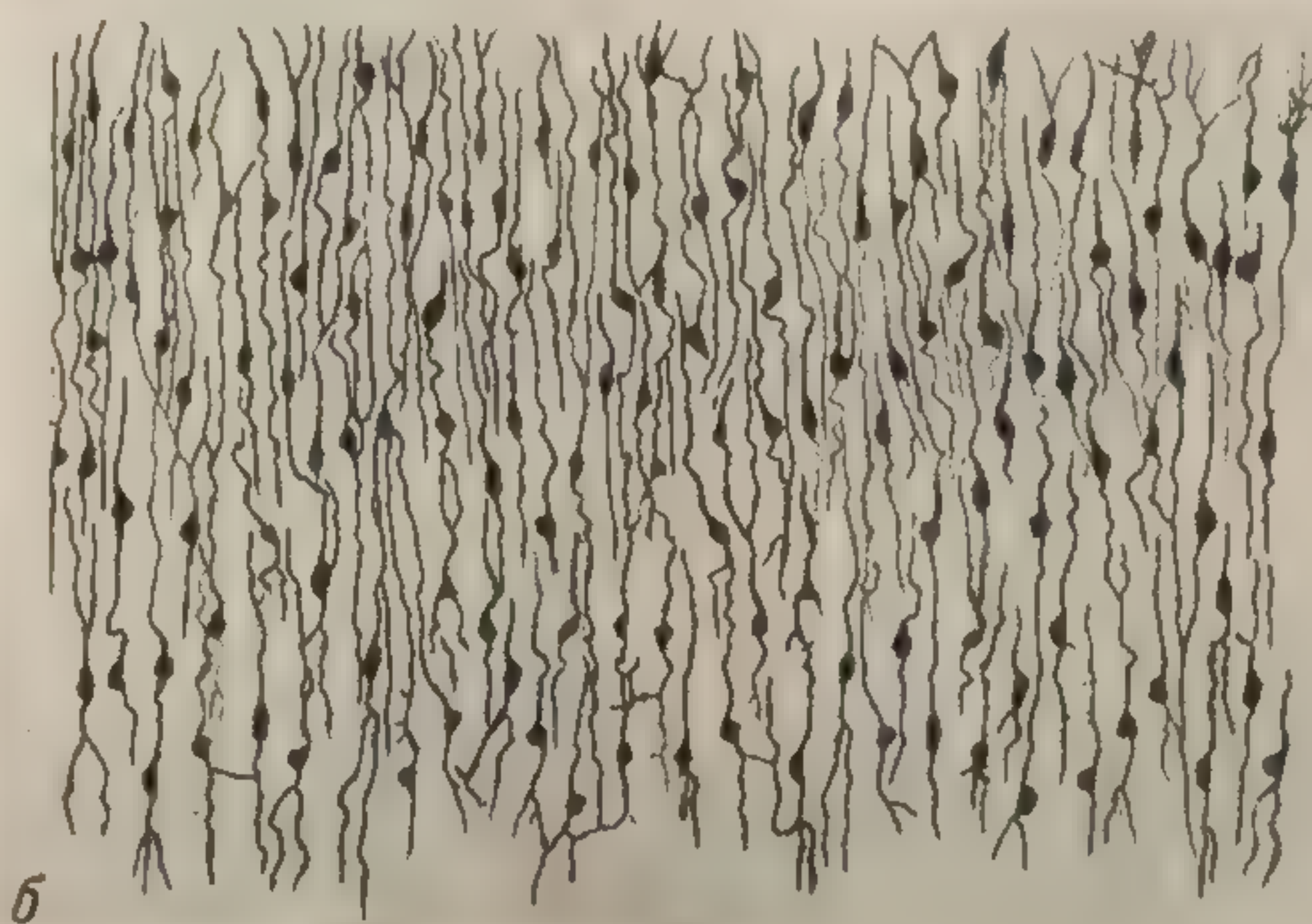


Рис. 25. Невронное строение закладки коры у плода 3 лунных месяцев и 3 недель.
a — лобная, *б* — затылочная часть полушария.



Рис. 26. Фронтальные срезы через полушарие плода 3 лунных месяцев и 1 недели.

1 — вблизи затылочного полюса; 2 — в средней части полушария; 3 — вблизи лобного полюса.

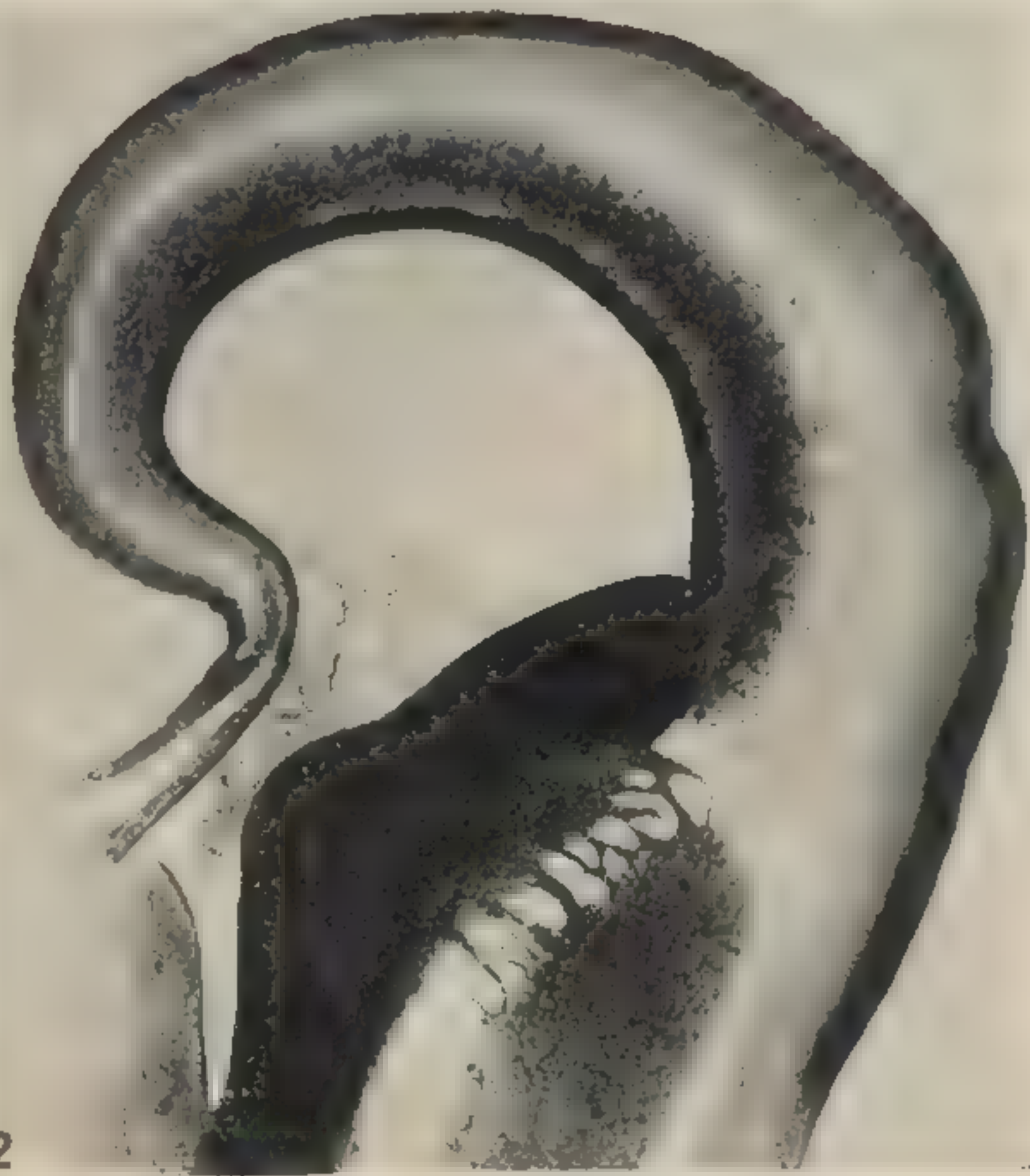
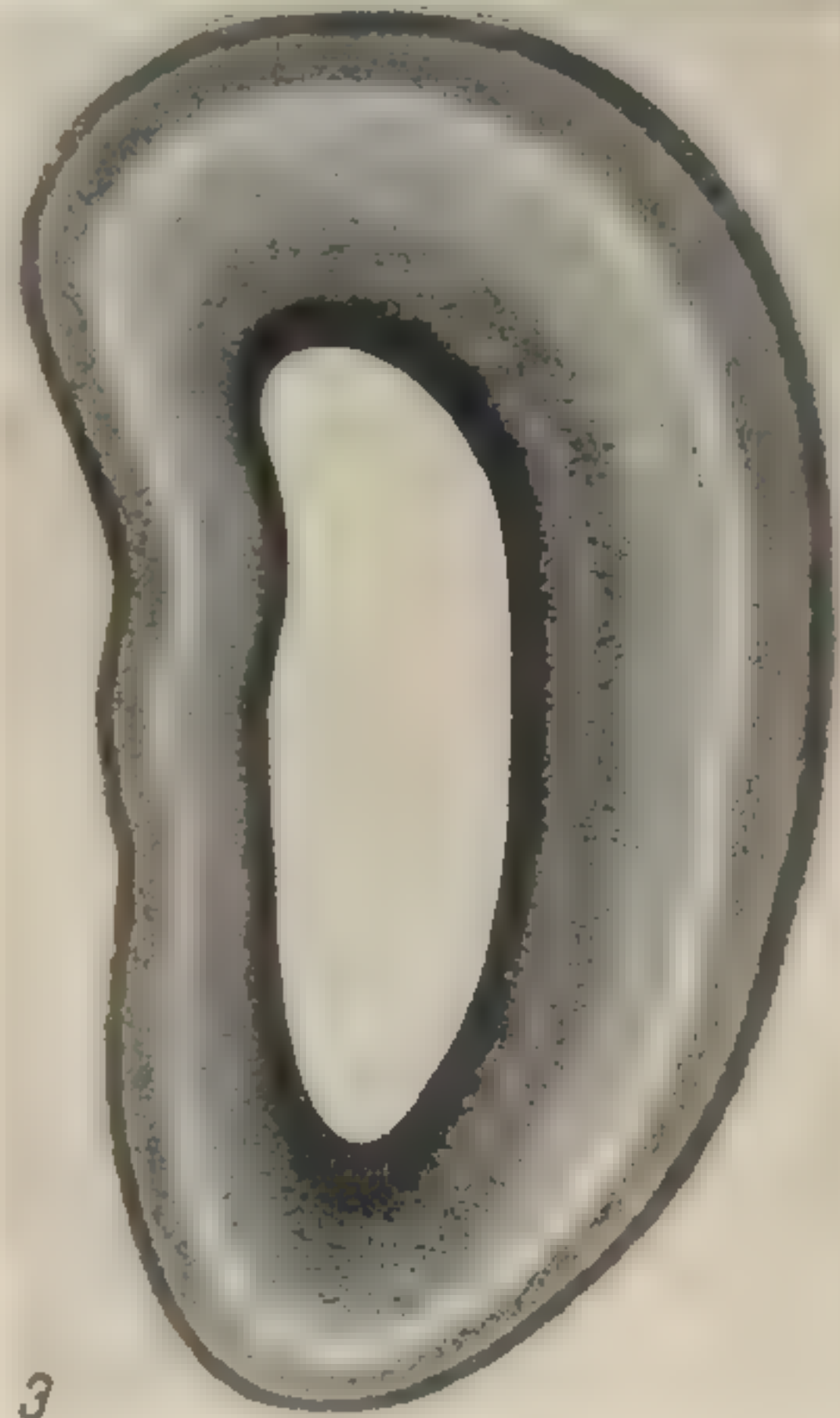


Рис. 27. Фронтальные срезы через полушарие
плода 3½ лунных месяцев.
Обозначения те же, что и на рис. 26.

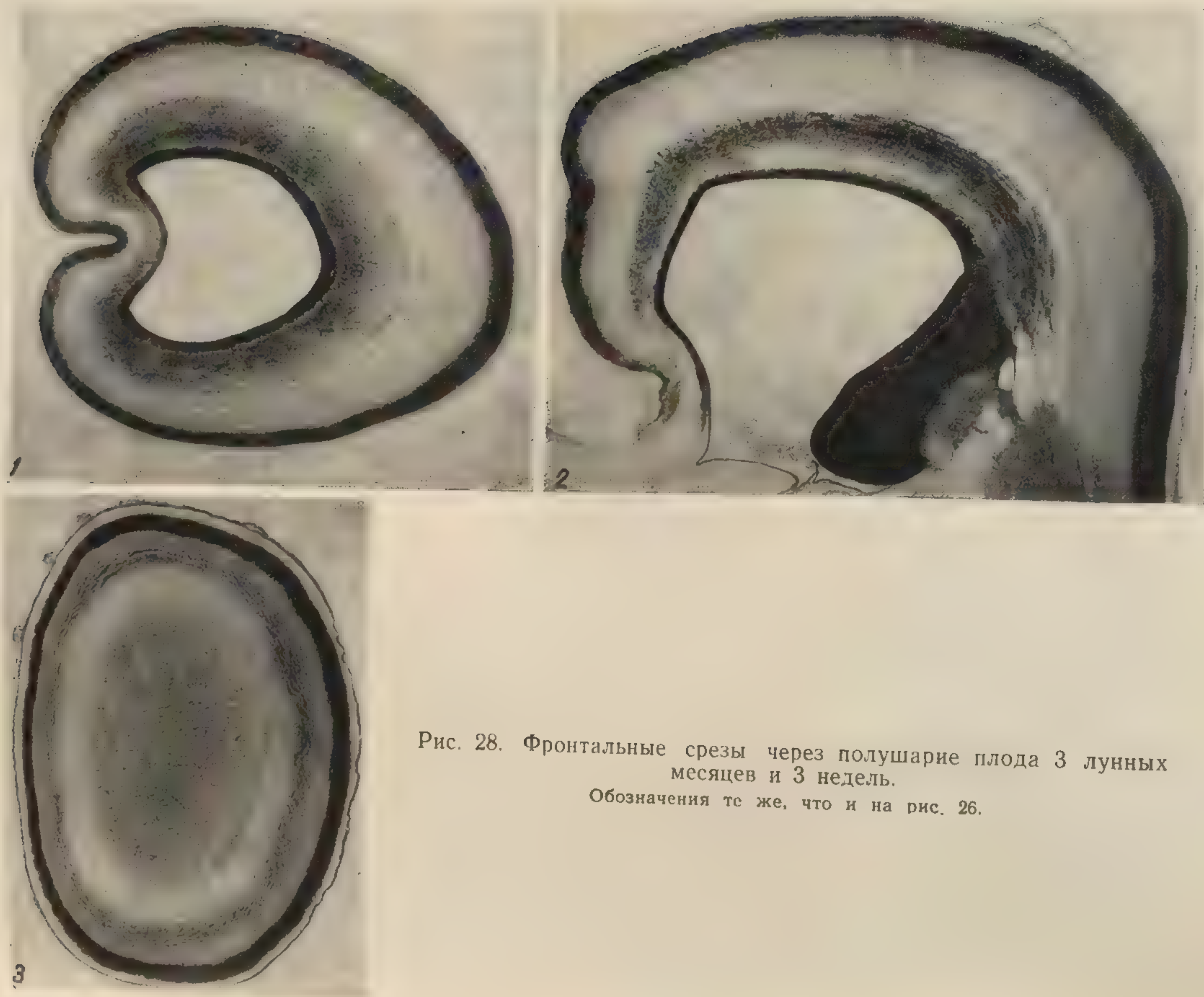


Рис. 28. Фронтальные срезы через полушарие плода 3 лунных месяцев и 3 недель.
Обозначения те же, что и на рис. 26.

Рис. 29. Различия в нейронном строении закладок гигантопирамидного поля (а) и постцентральной области (б) у плода 4 лунных месяцев и 3 недели.

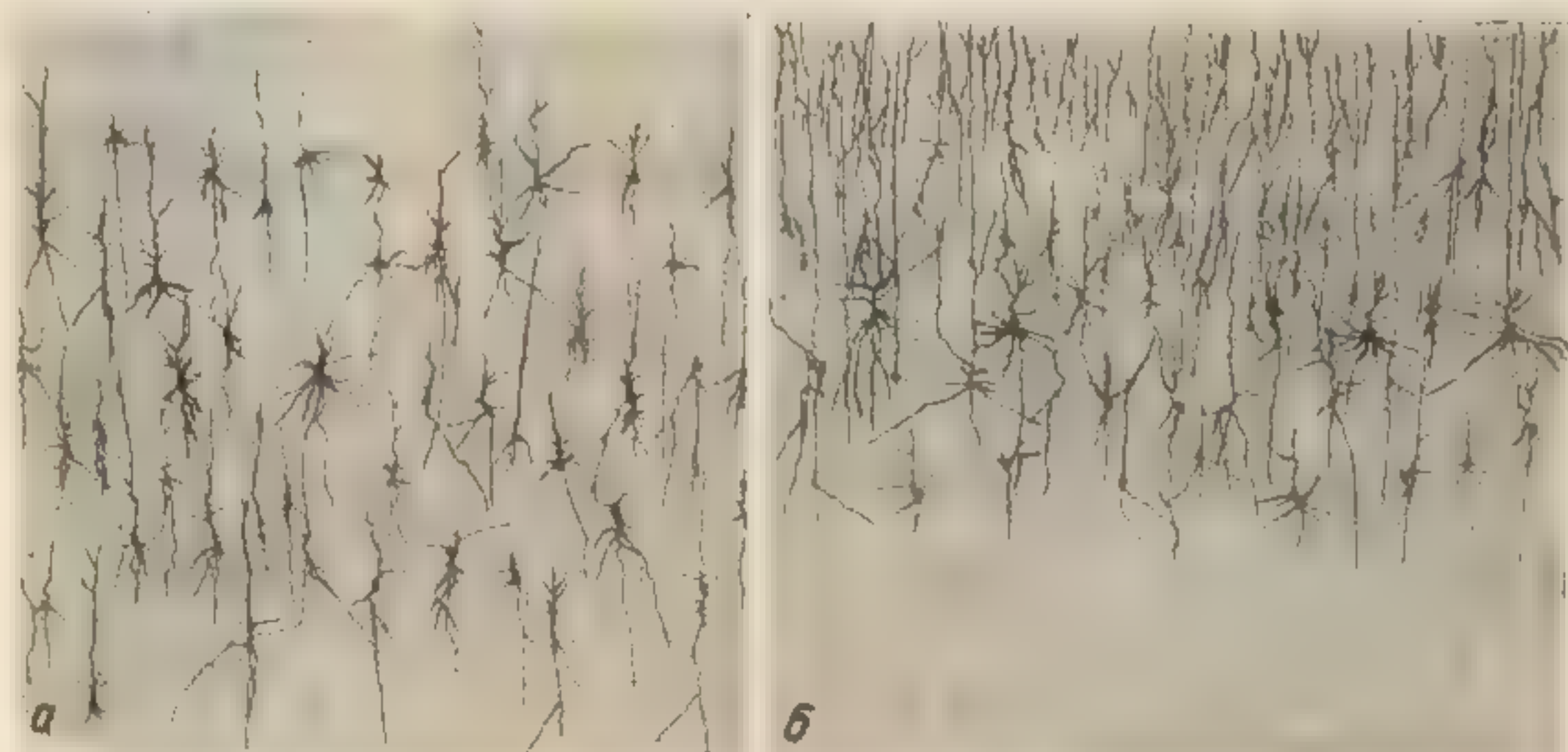
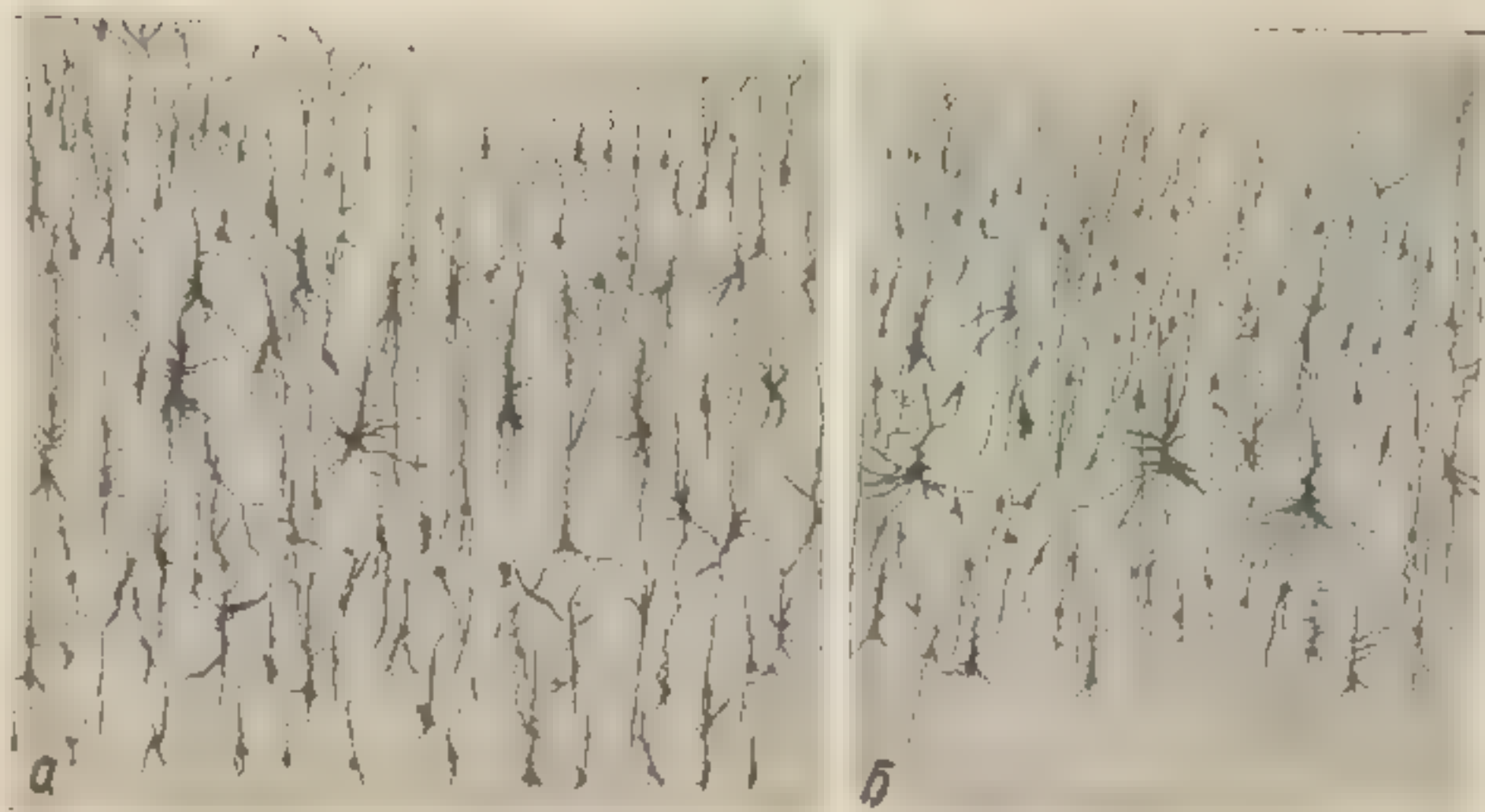


Рис. 30. Различия в нейронном строении закладок гигантопирамидного поля (а) и areae striatae (б) у плода 5½ лунных месяцев.

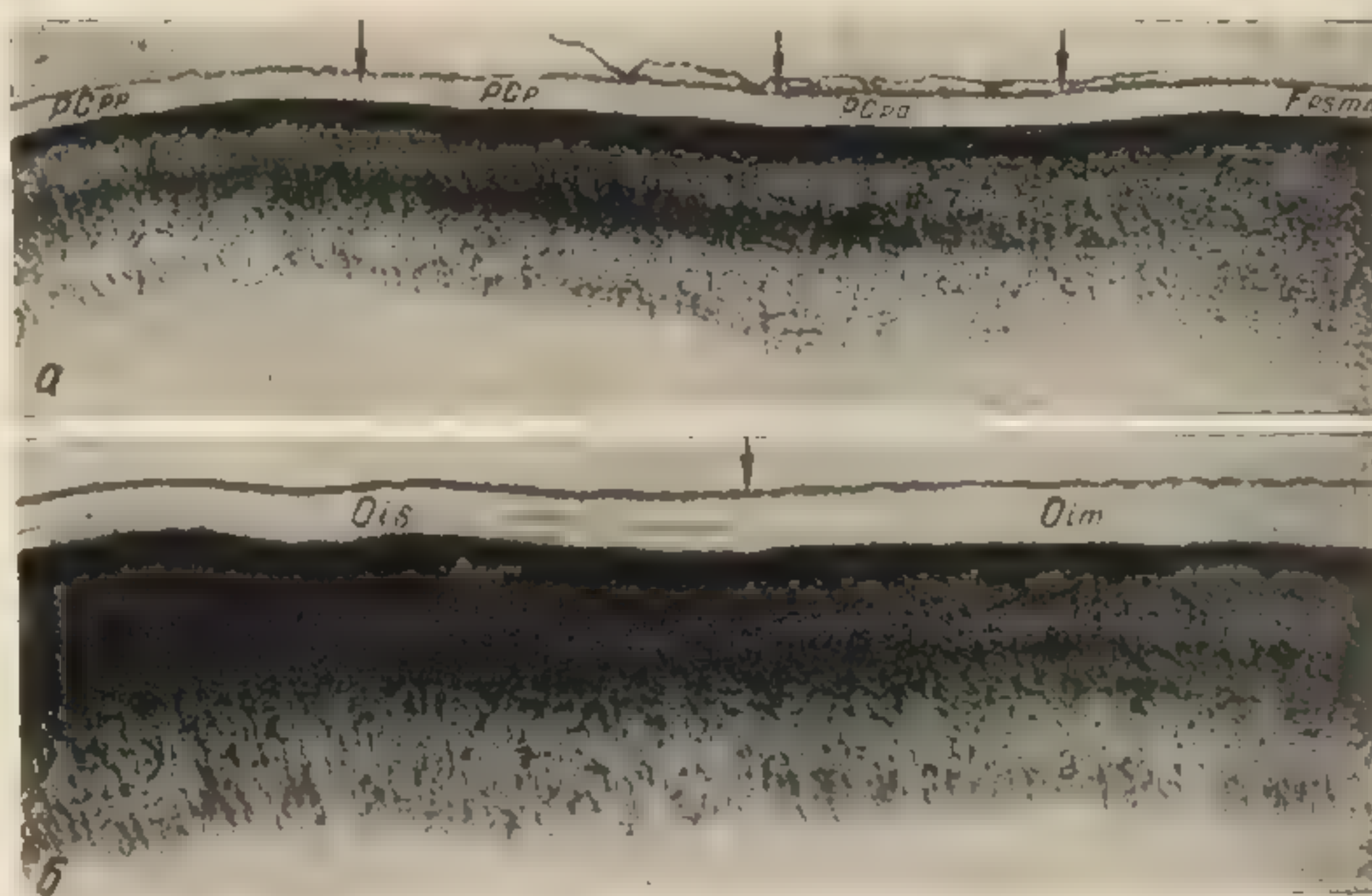


Рис. 31.

а — переход между закладками постцентральной (PCpp, PCr и PCpa) и прецентральной (Fpsmm) областей — оперкулярном отделе, где центральная борозда еще не образовалась. Плод начала 7-го лунного месяца. Обратите внимание на резкую границу между обеими областями; б — переход между закладками areae striatae (Oim) и расположенной по соседству с ней формации (Ois) у того же плода. Обратите внимание на резкую границу (также — по зональному слою) между обеими формациями.

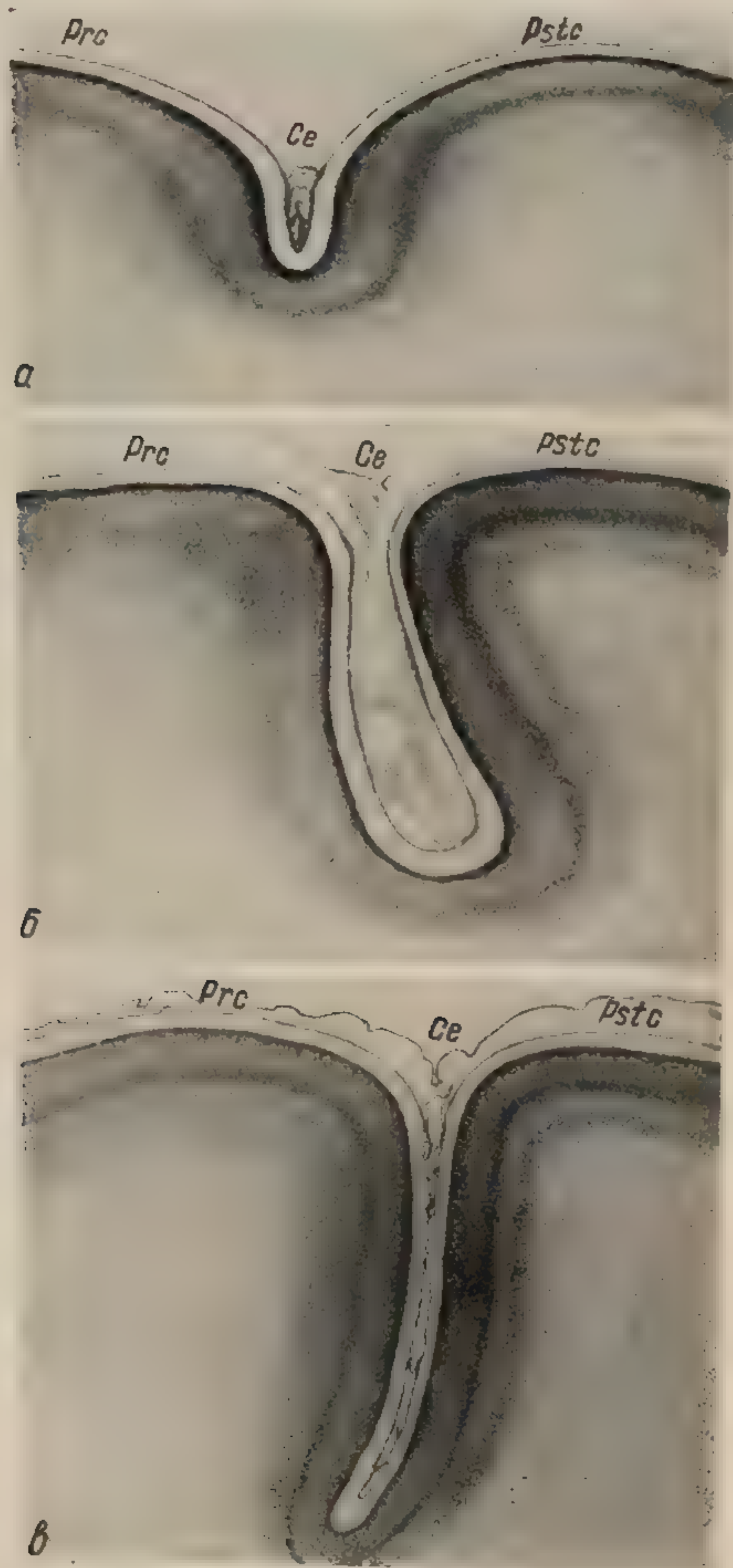


Рис. 32. Различия в характере цитоархитектонической дифференцировки на разных стадиях пренатального онтогенеза постцентральной (Pstc) и прецентральной (Prc) областей коры у плодов начала 7-го лунного месяца (a), 7 лунных месяцев (б) и 9 лунных месяцев (в); Ce — центральная борозда.

Обозначения и типы строения отдельных закладок те же, что и на рис. 33 и 34.
Объяснения см. в тексте.

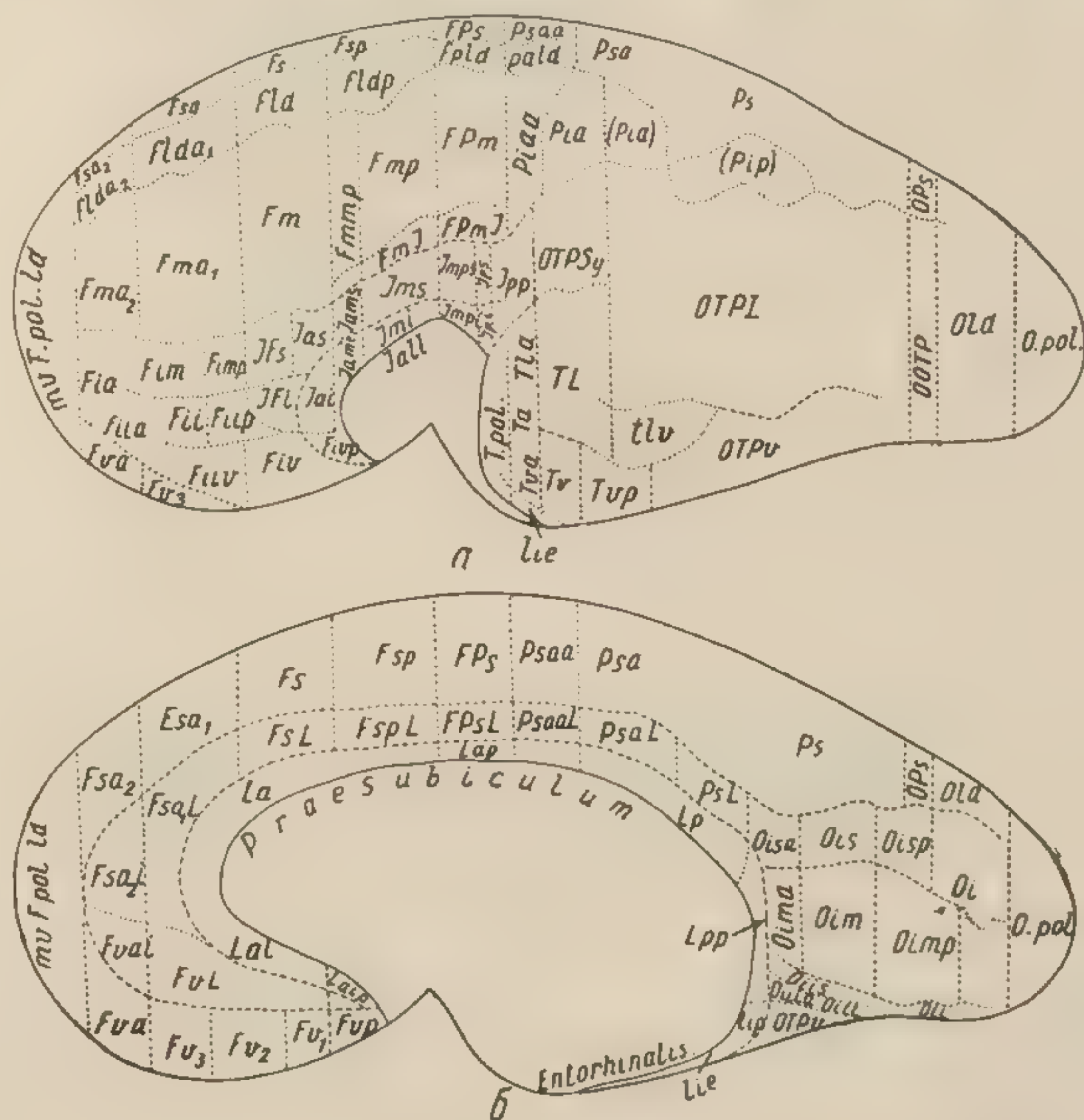
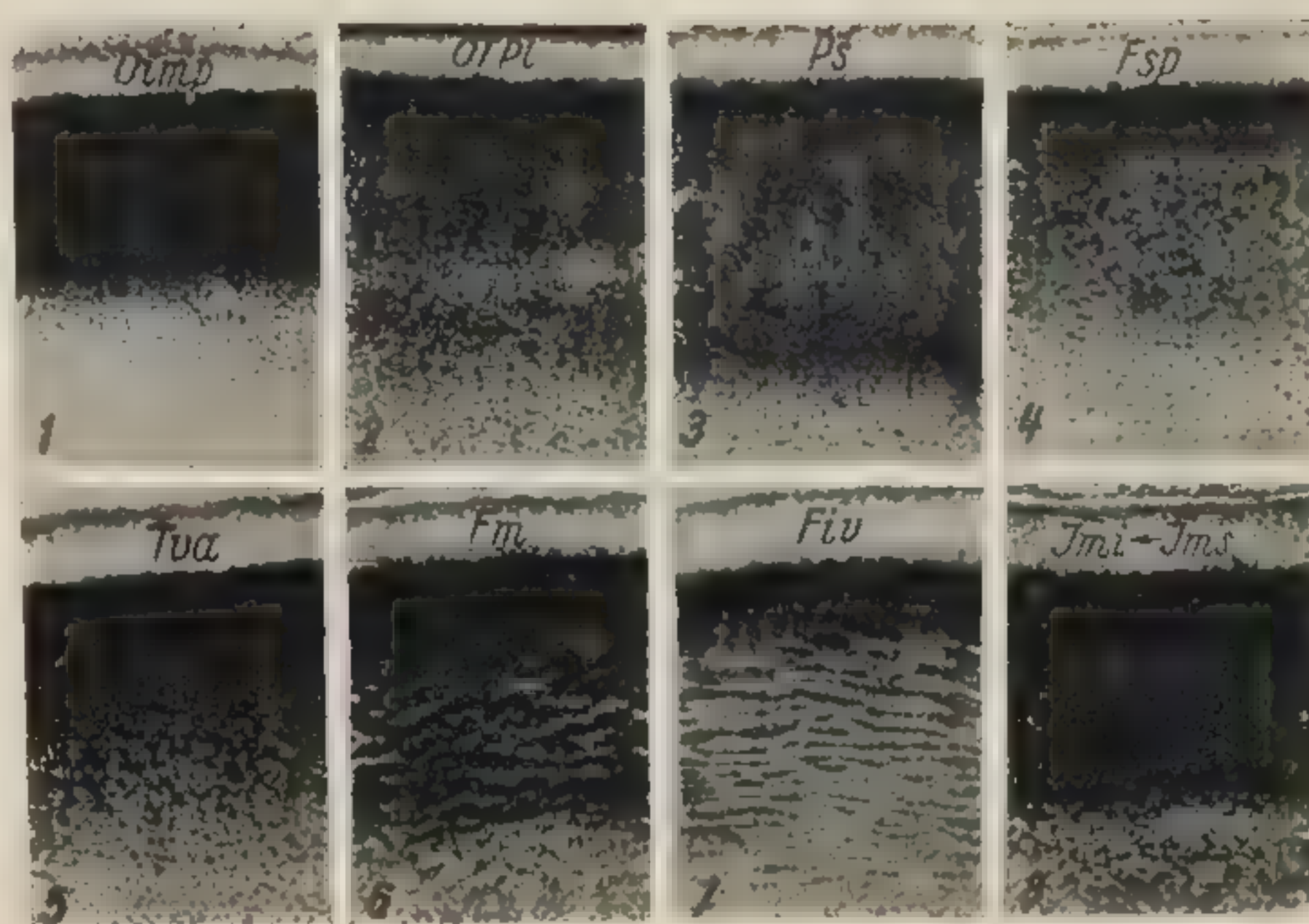


Рис. 36. Карты распределения по поверхности полушария закладок областей и полей новой коры у плода 4 лунных месяцев и 3 недели. Обозначения те же, что и на рис. 33.

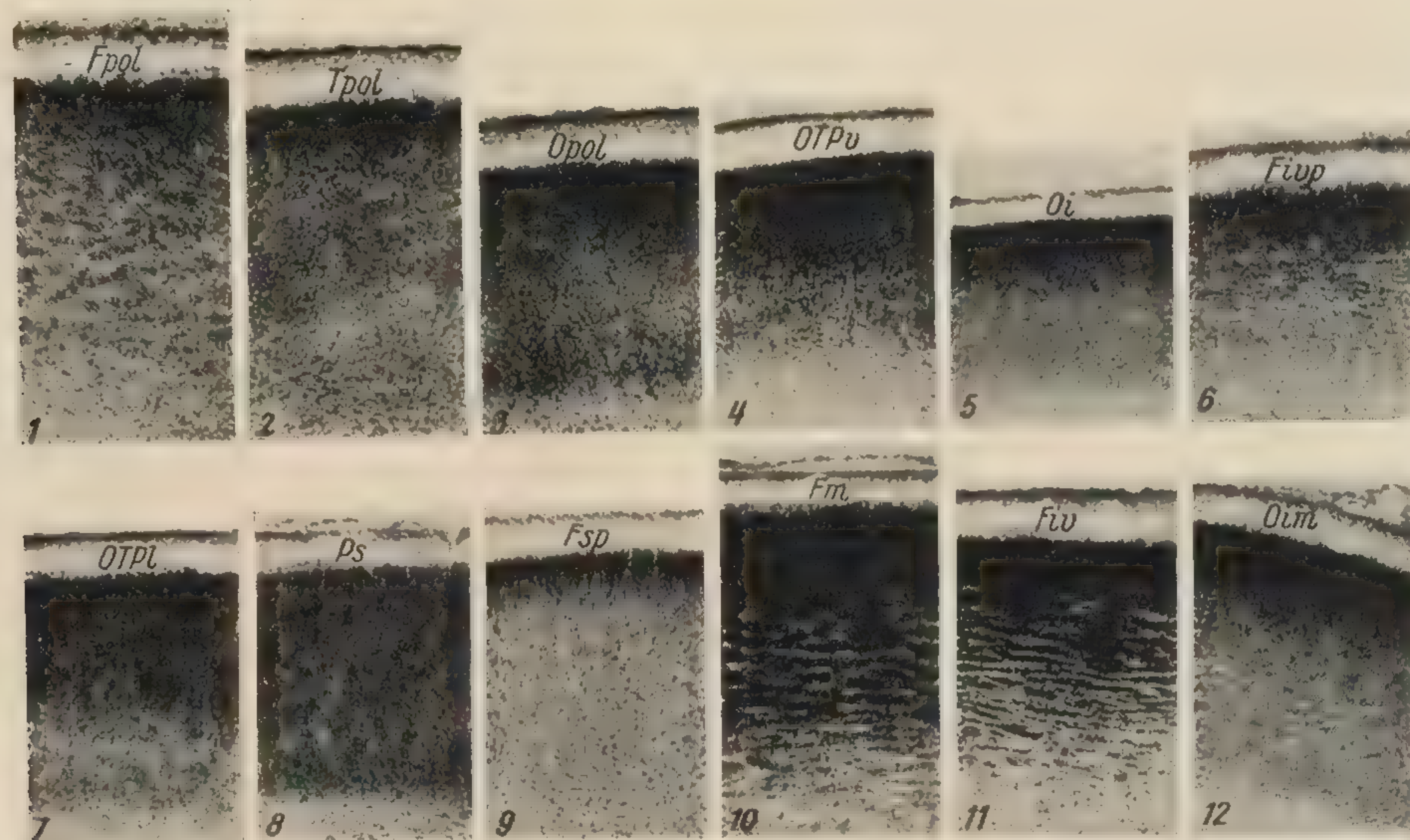


Рис. 38. Местные различия предварительной дифференцировки коры на слои в закладках различных полей коры у плода 4 лунных месяцев и 3 недель.
 Обозначения и типы строения отдельных закладок те же, что и на рис. 36 и 37. Объяснения см. ■ тексте.

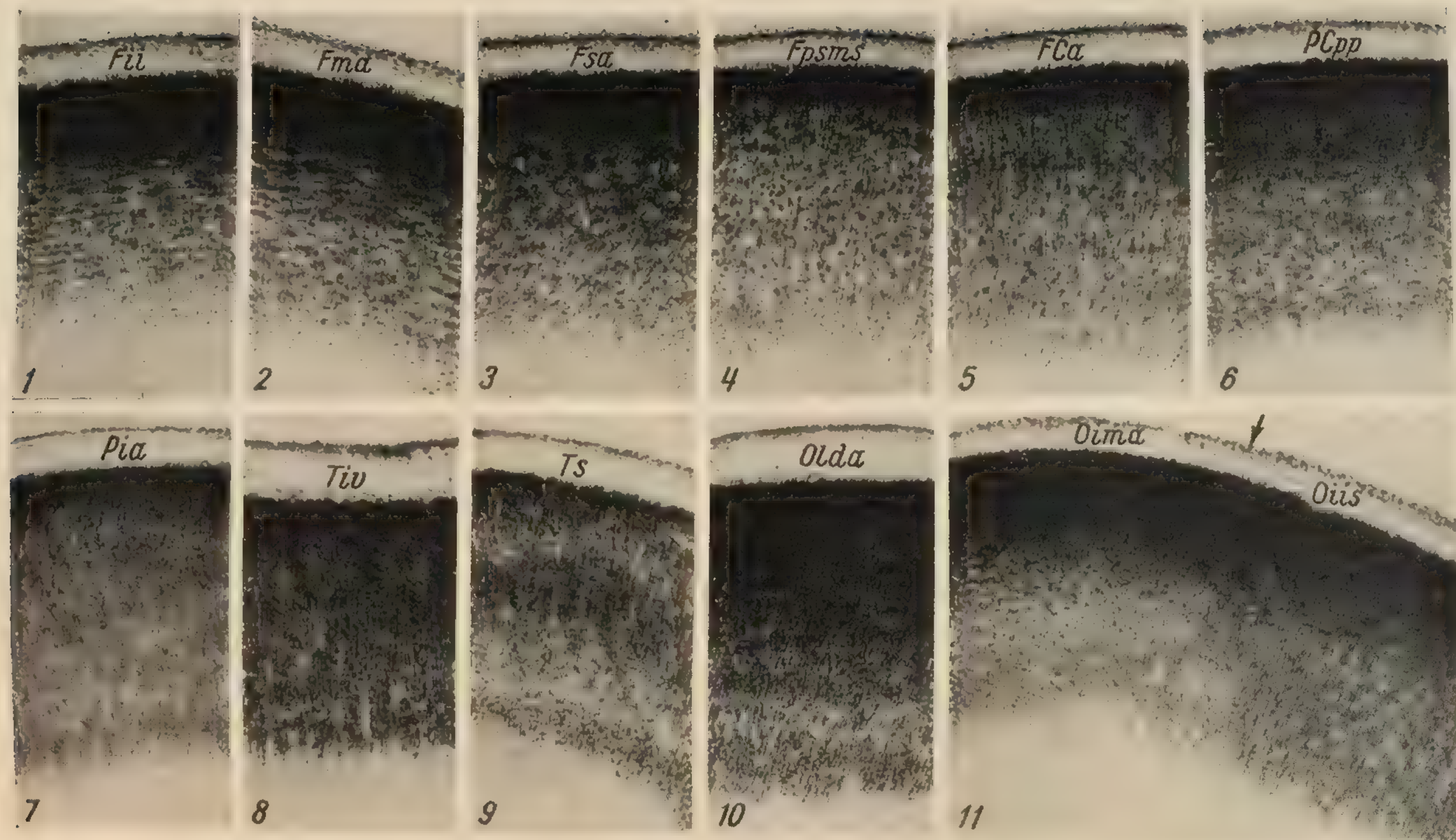


Рис. 41. Местные различия предварительной дифференцировки коры на слои в закладках различных полей коры у плода 5 $\frac{1}{2}$ лунных месяцев.

Обозначения и типы строения отдельных закладок те же, что и на рис. 39 и 40. Объяснения см. в тексте.

Обозначения и типы строения отдельных закладок те же, что и на рис. 39 и 40. Объяснения см. в тексте.

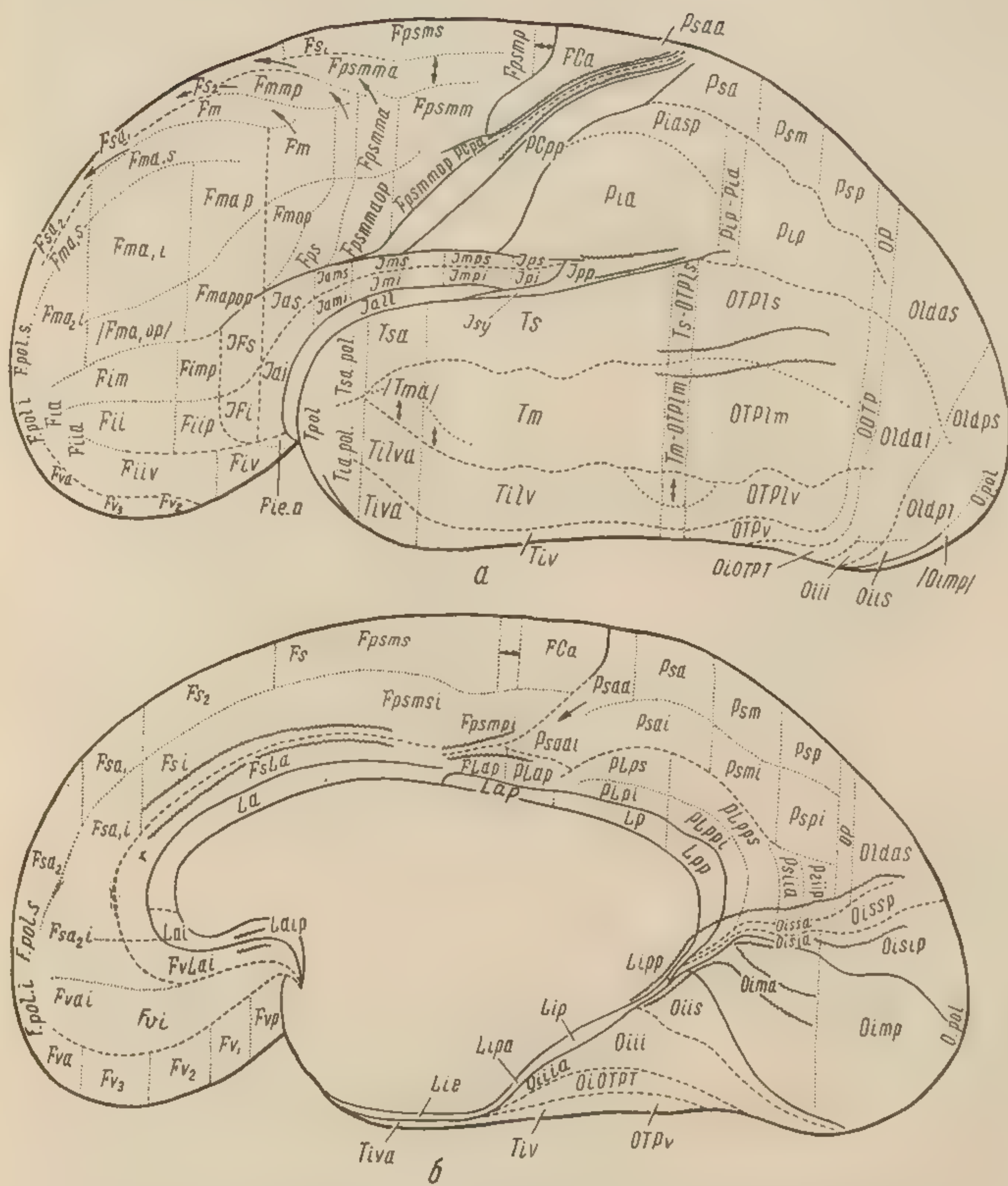


Рис. 42. Карты распределения по поверхности полушария закладок областей и полей новой коры у плода начала 7-го лунного месяца.
Обозначения те же, что и на рис. 36 и 39.

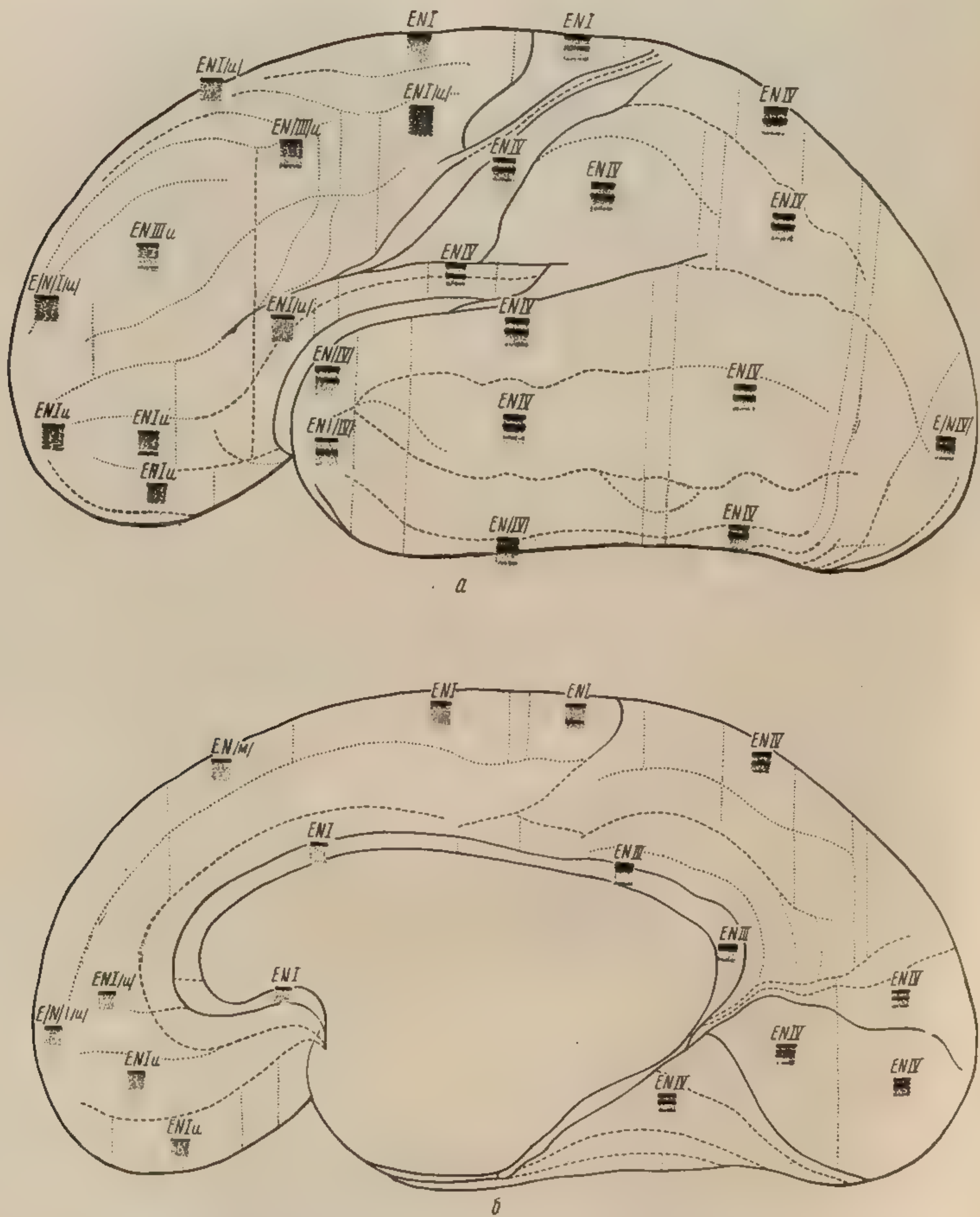


Рис. 43. Карты распределения по поверхности полушария различных типов предварительной дифференцировки коры на слои у плода начала 7-го лунного месяца. Обозначения те же, что ■ на рис. 34, 37 и 40. Сопоставить с картами на рис. 42.

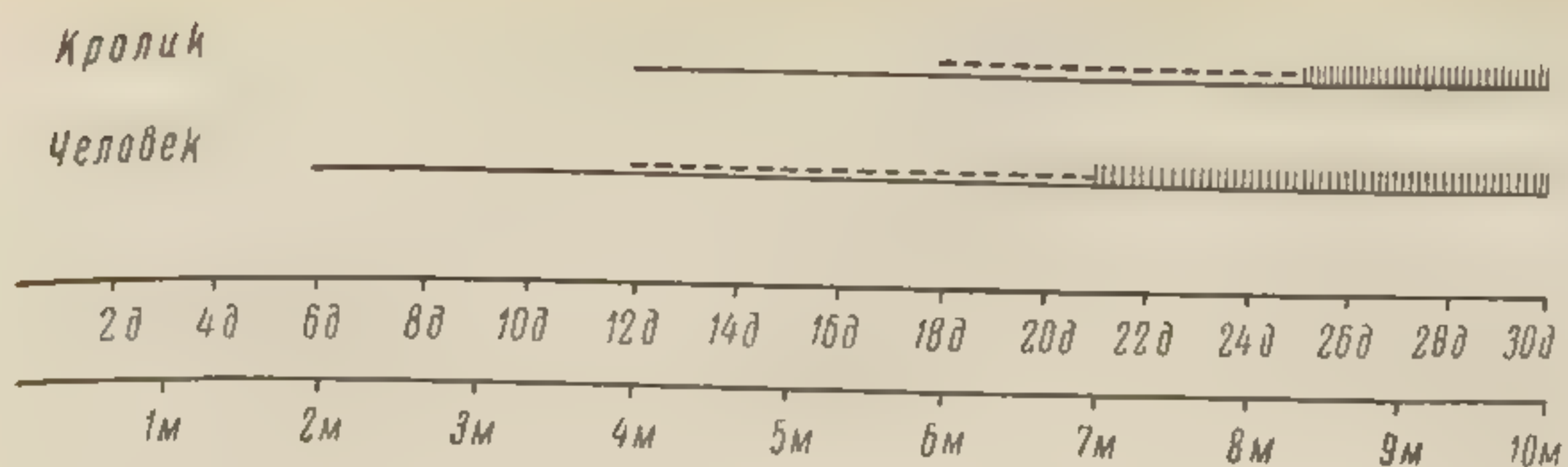


Рис. 44. Соотношения раннего, среднего и позднего периодов пренатального онтогенеза у кролика ■ у человека.

Ранний период изображен одной сплошной горизонтальной линией; средний период — сплошной и прерывистой линиями; поздний период — вертикальной штриховкой. Внизу обозначены сроки внутриутробного развития по дням для кролика и по лунным месяцам для человека.

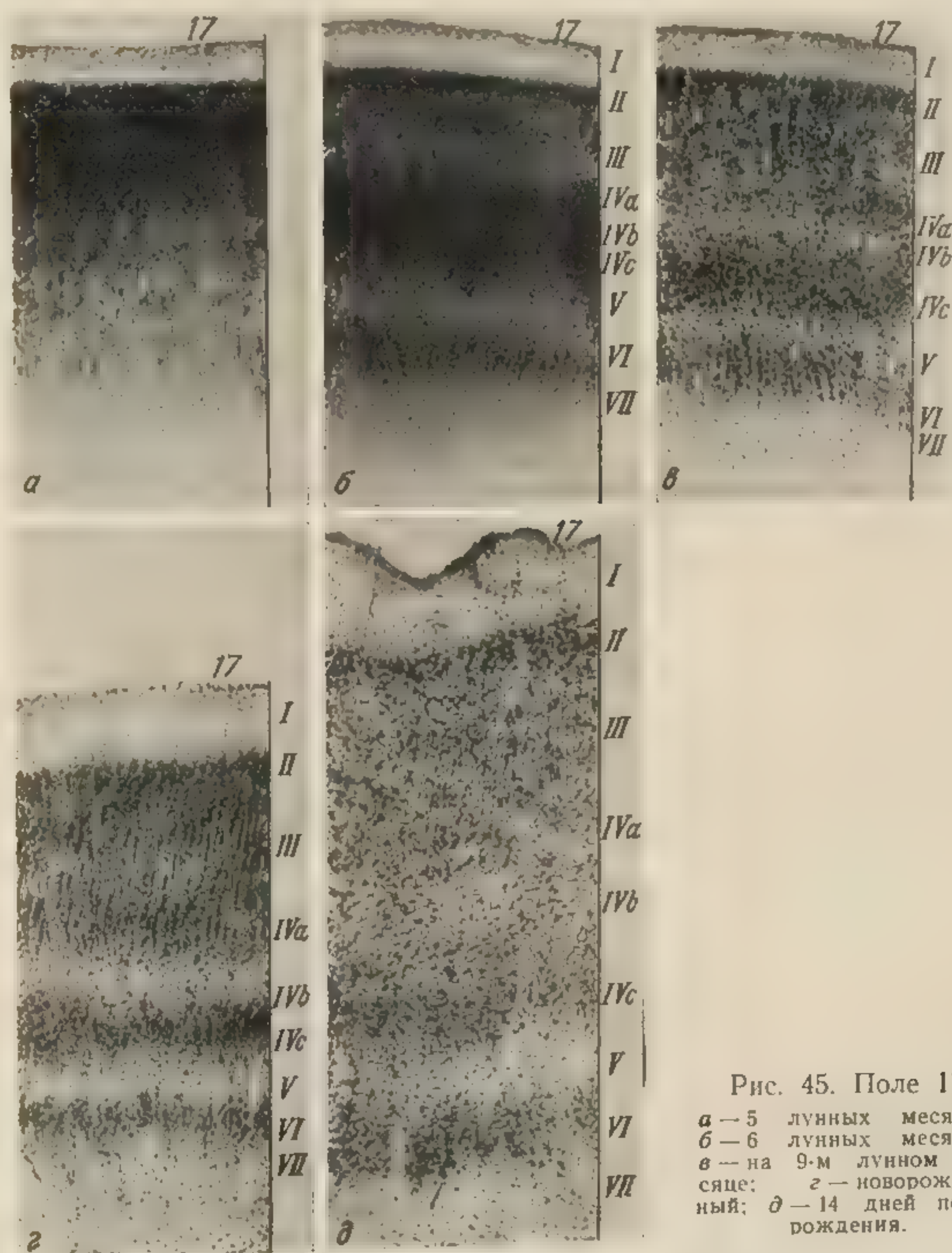


Рис. 45. Поле 17.

а — 5 лунных месяцев;
б — 6 лунных месяцев;
в — на 9-м лунном месяце;
г — новорожденный;
д — 14 дней после рождения.

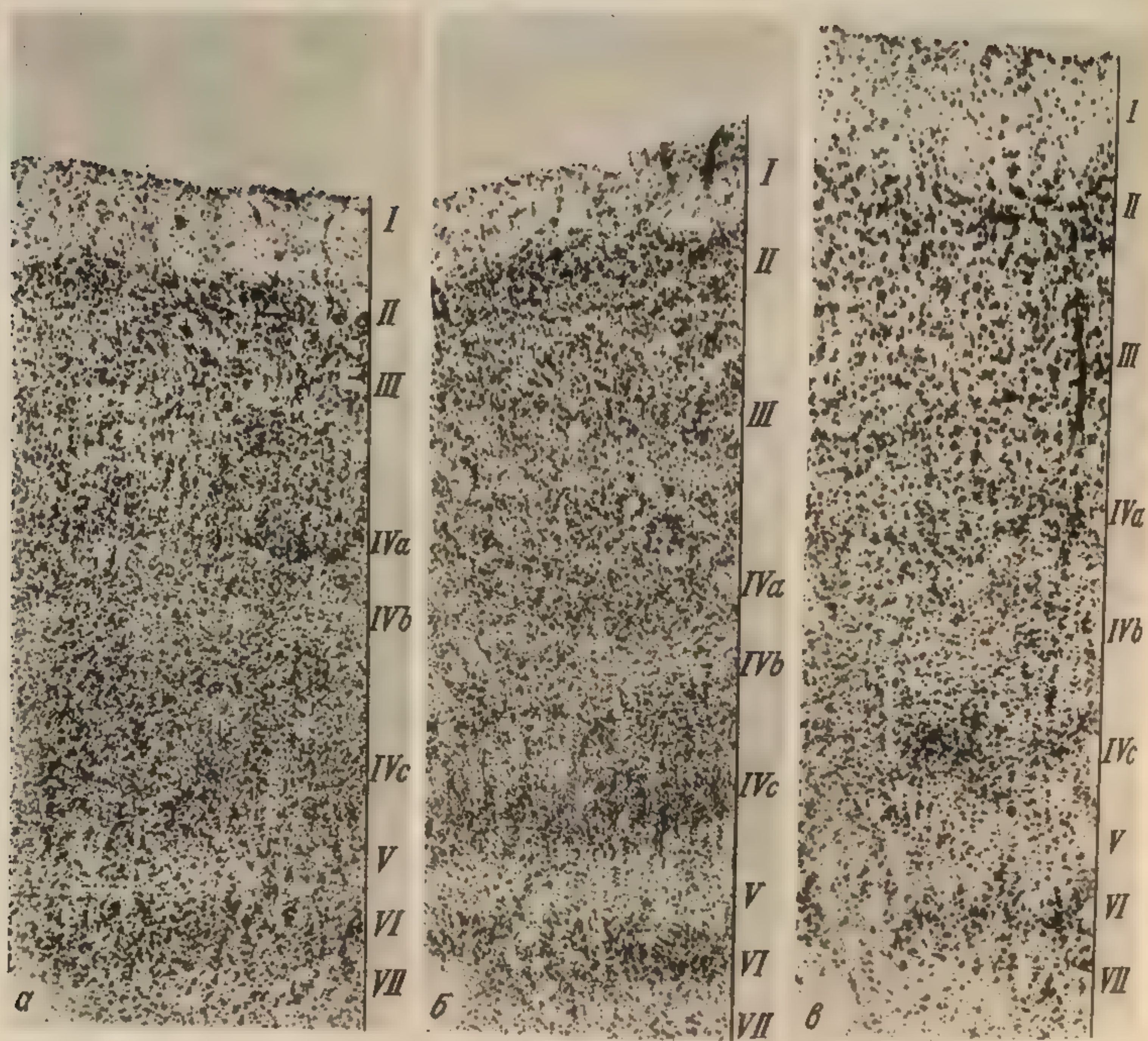


Рис. 46. Поле 17.
а — 1 год; б — 2 года; в — 7 лет.

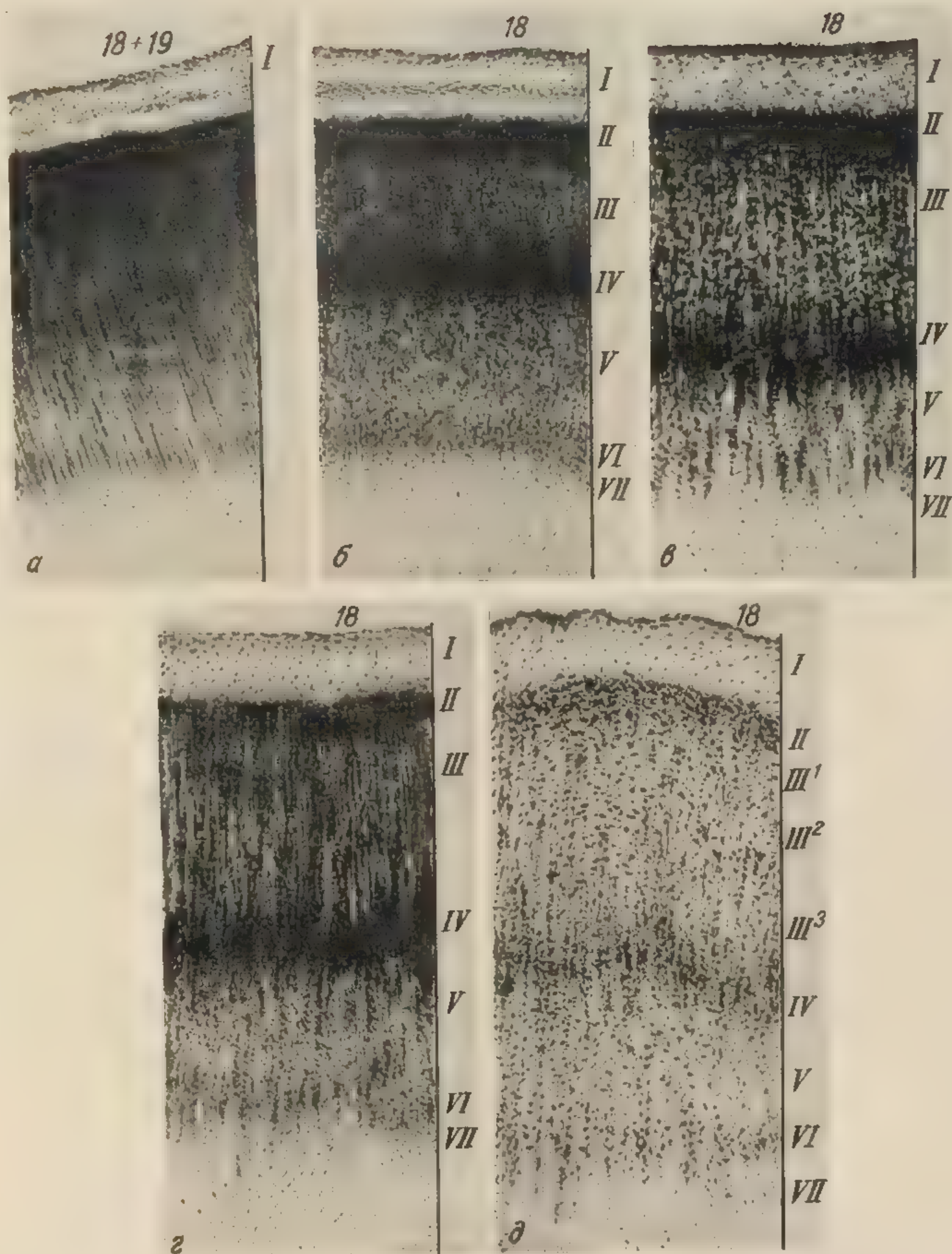


Рис. 47. Поле 18.

а — 5 лунных месяцев; б — 6 лунных месяцев; в — на 9-м лунном месяце; г — новорожденный; д — 14 дней.

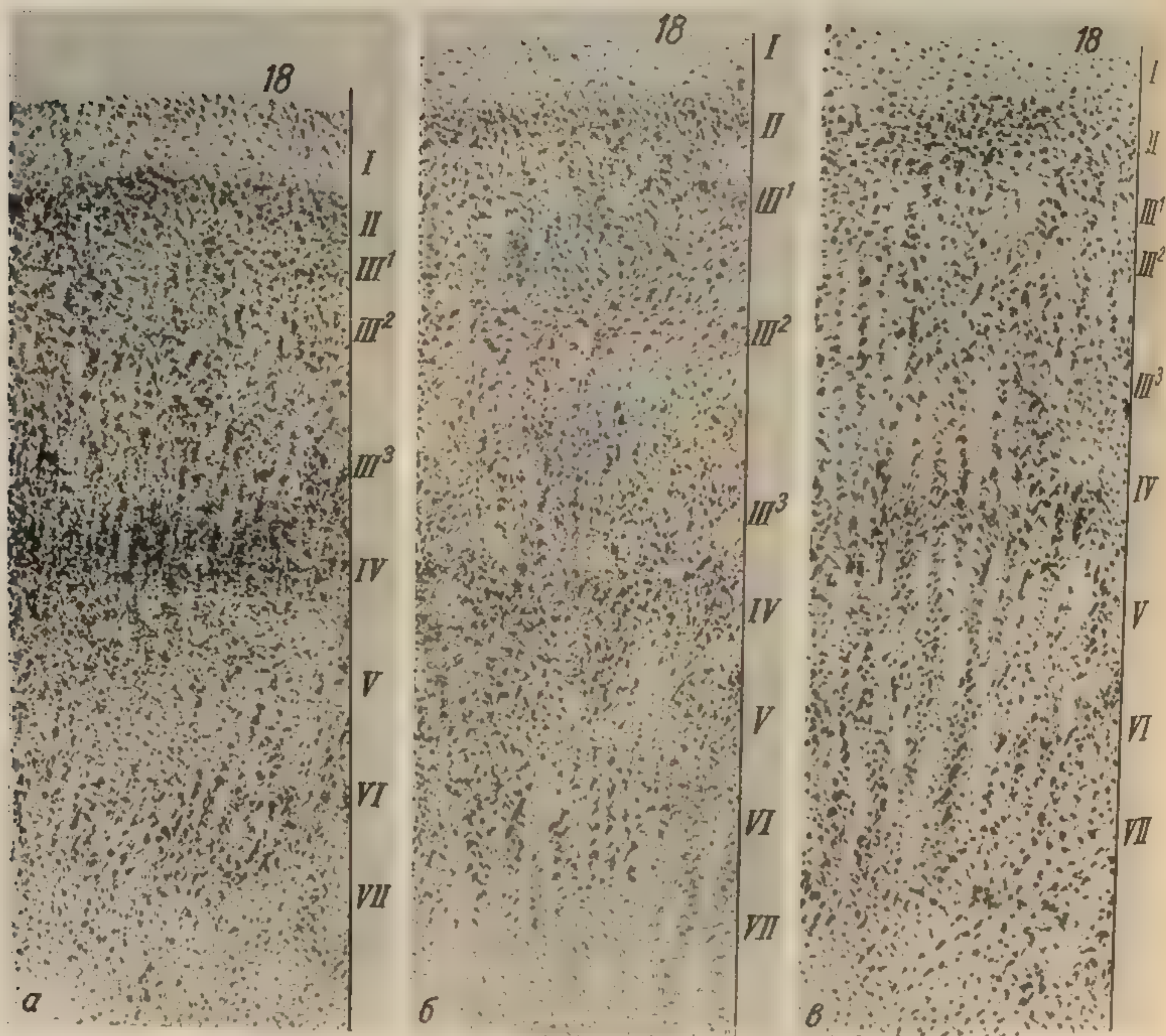


Рис. 48. Поле 18.
а — 1 год; б — 2 года; в — 7 лет.

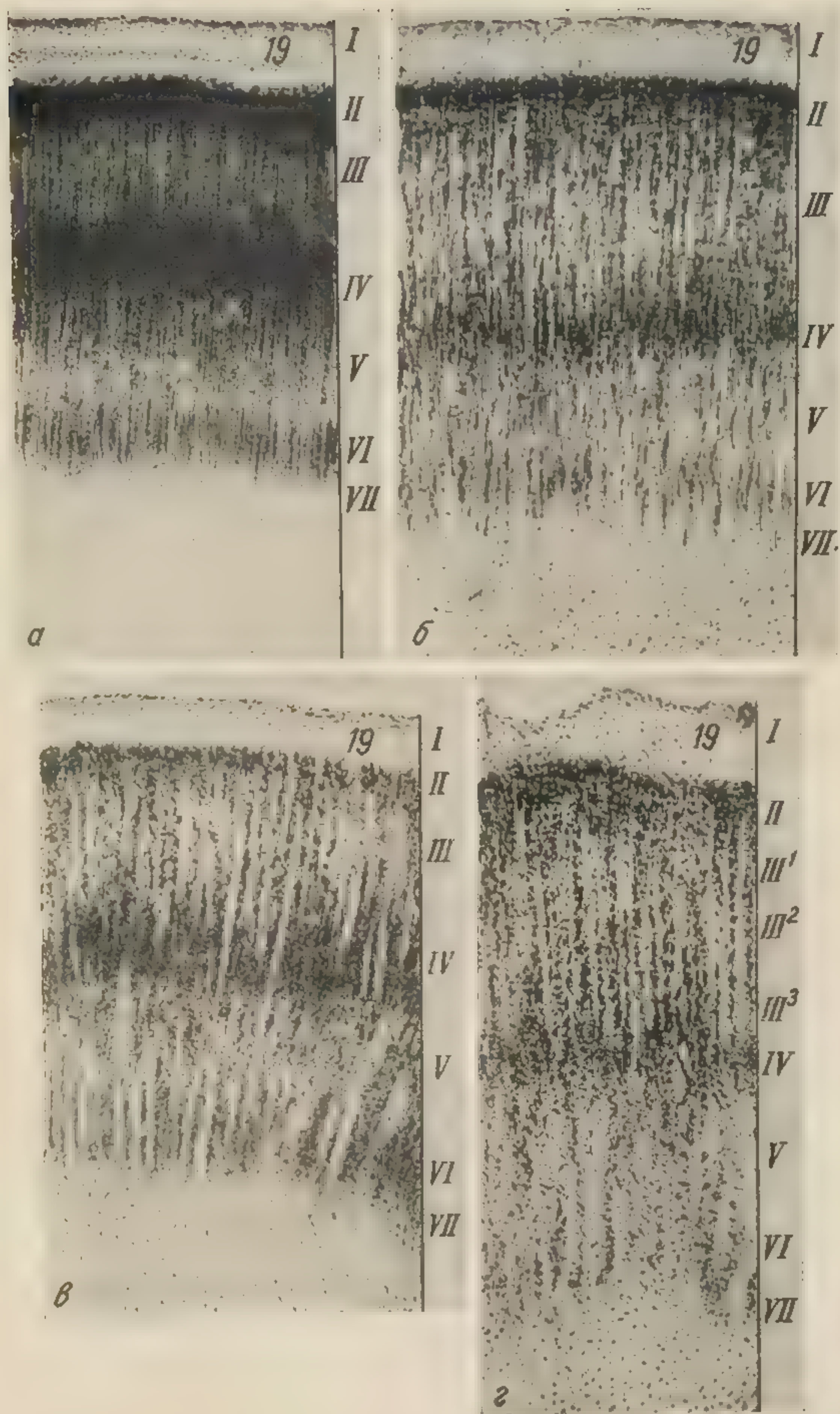


Рис. 49. Поле 19.
 а — 6 лунных месяцев; б — на 9-м лунном месяце; ■ — новорожденный;
 2 — 14 дней.

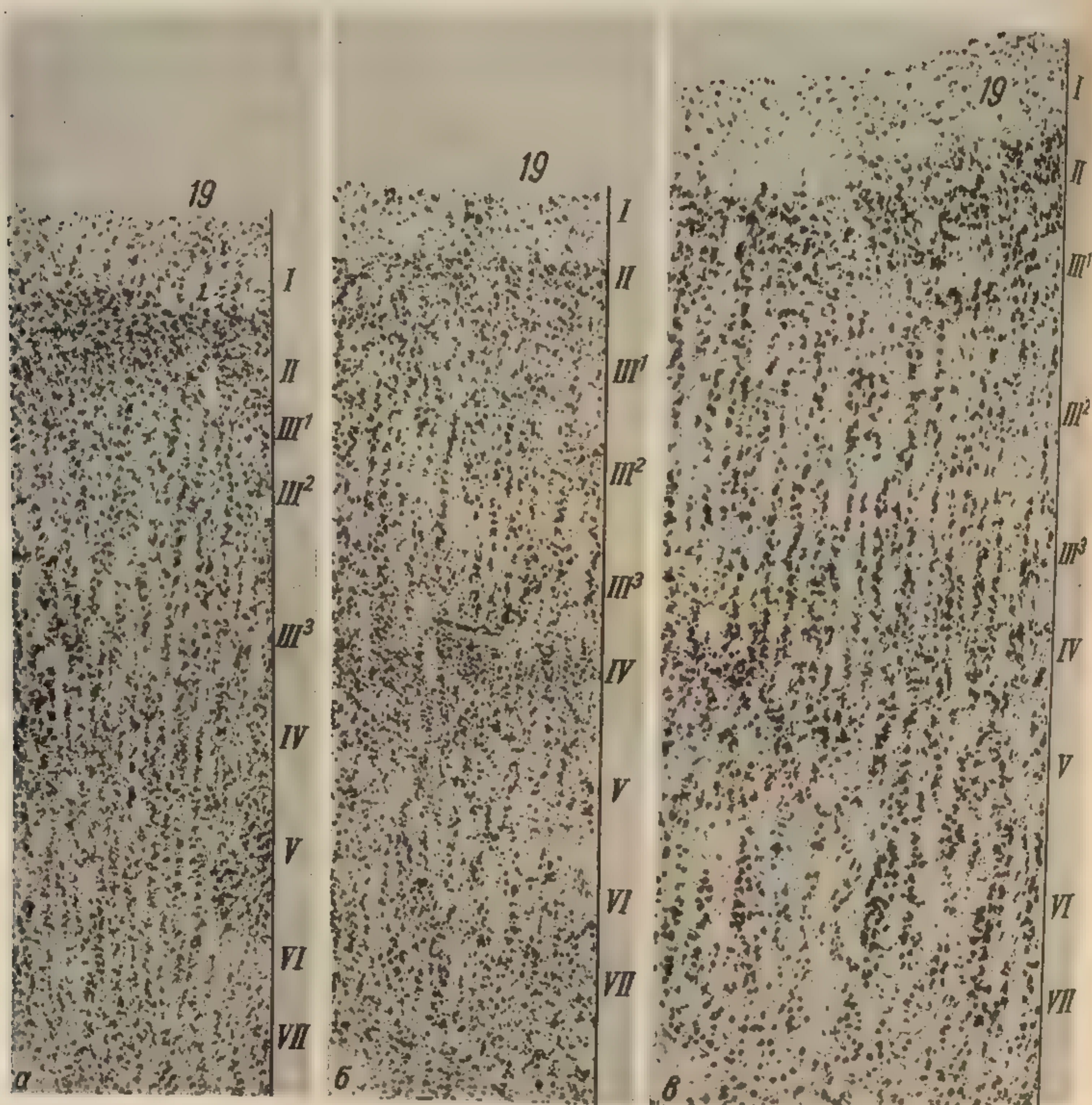


Рис. 50. Поле 19.
а — 1 год; б — 2 года; в — 7 лет.

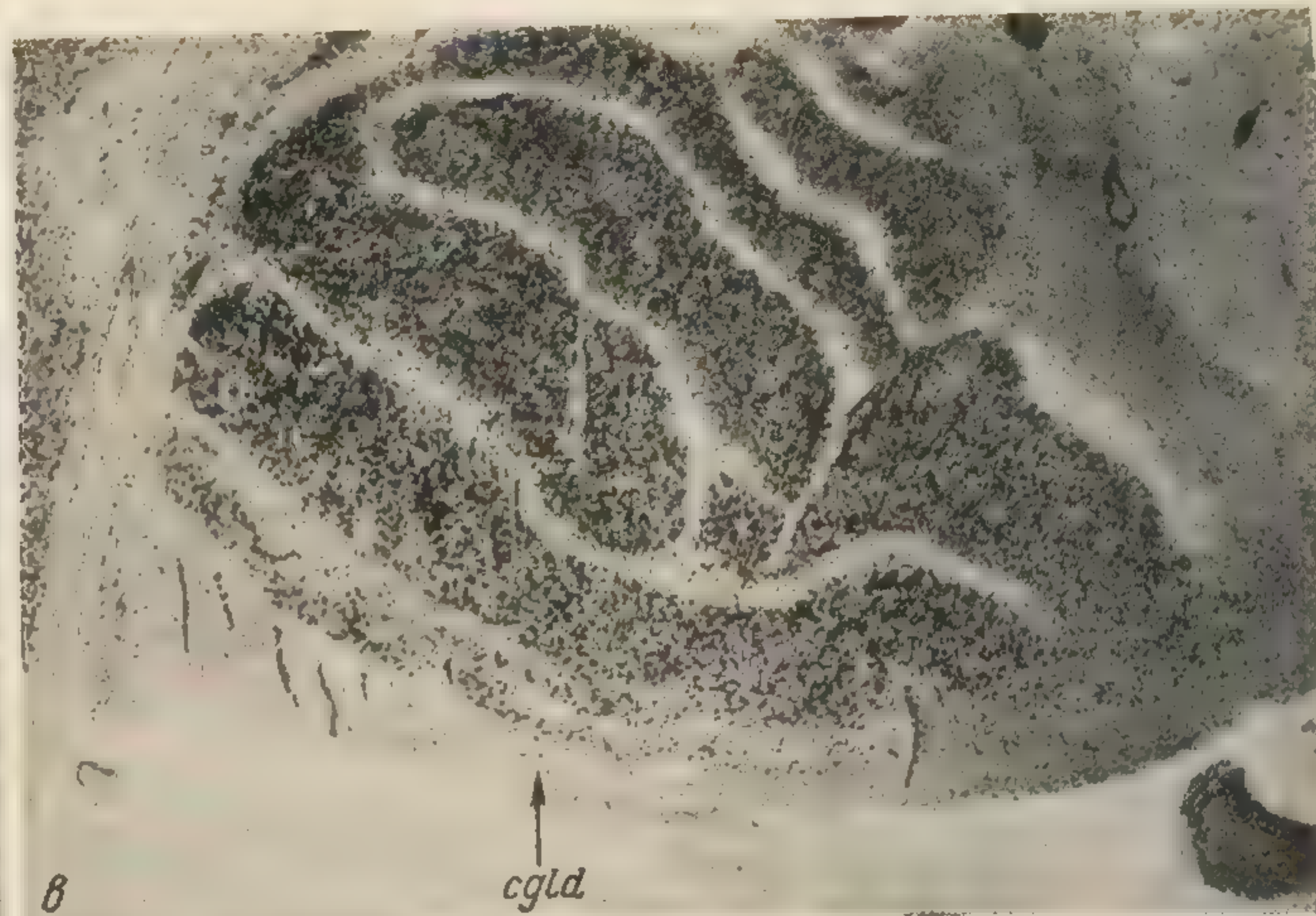
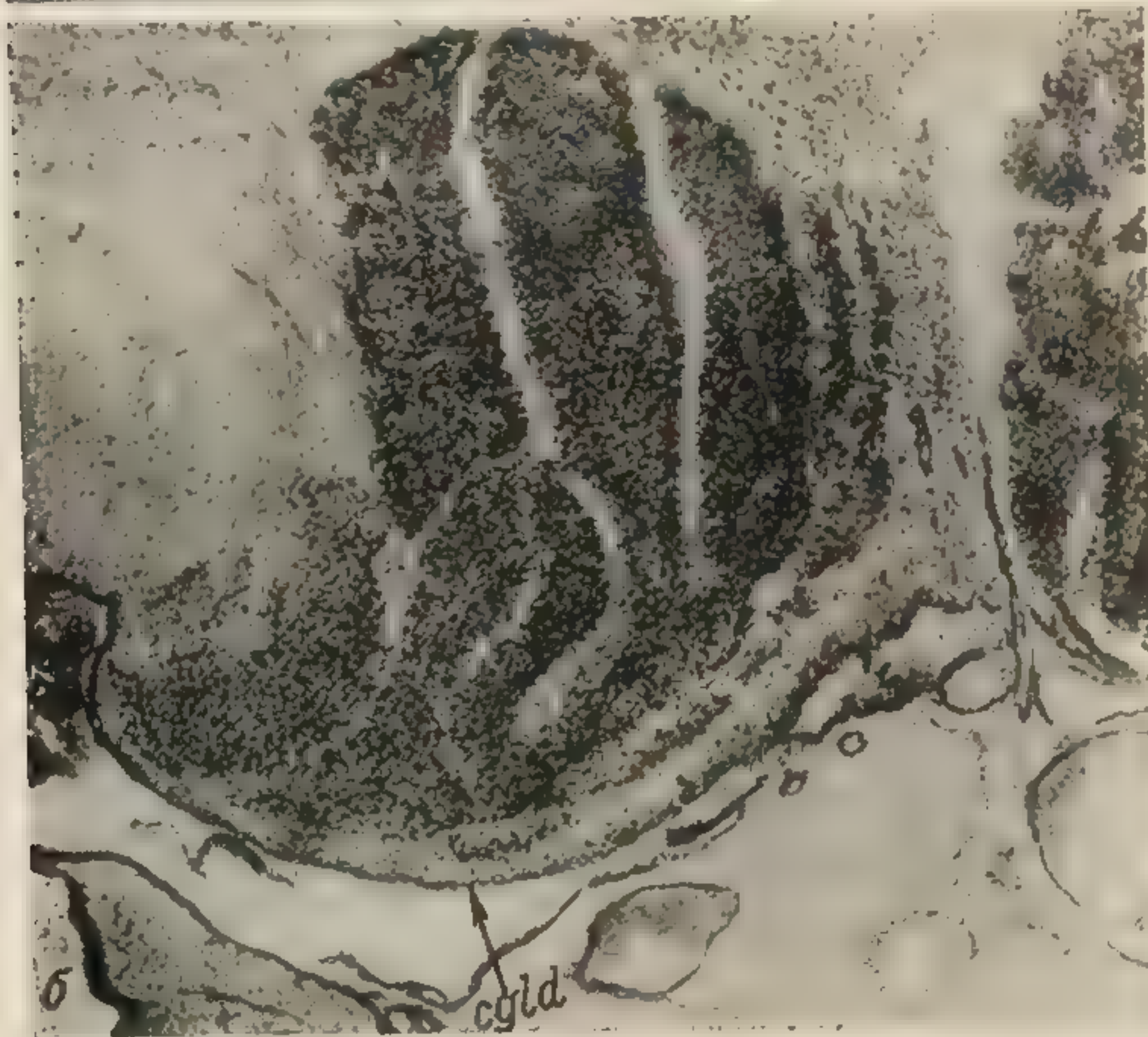
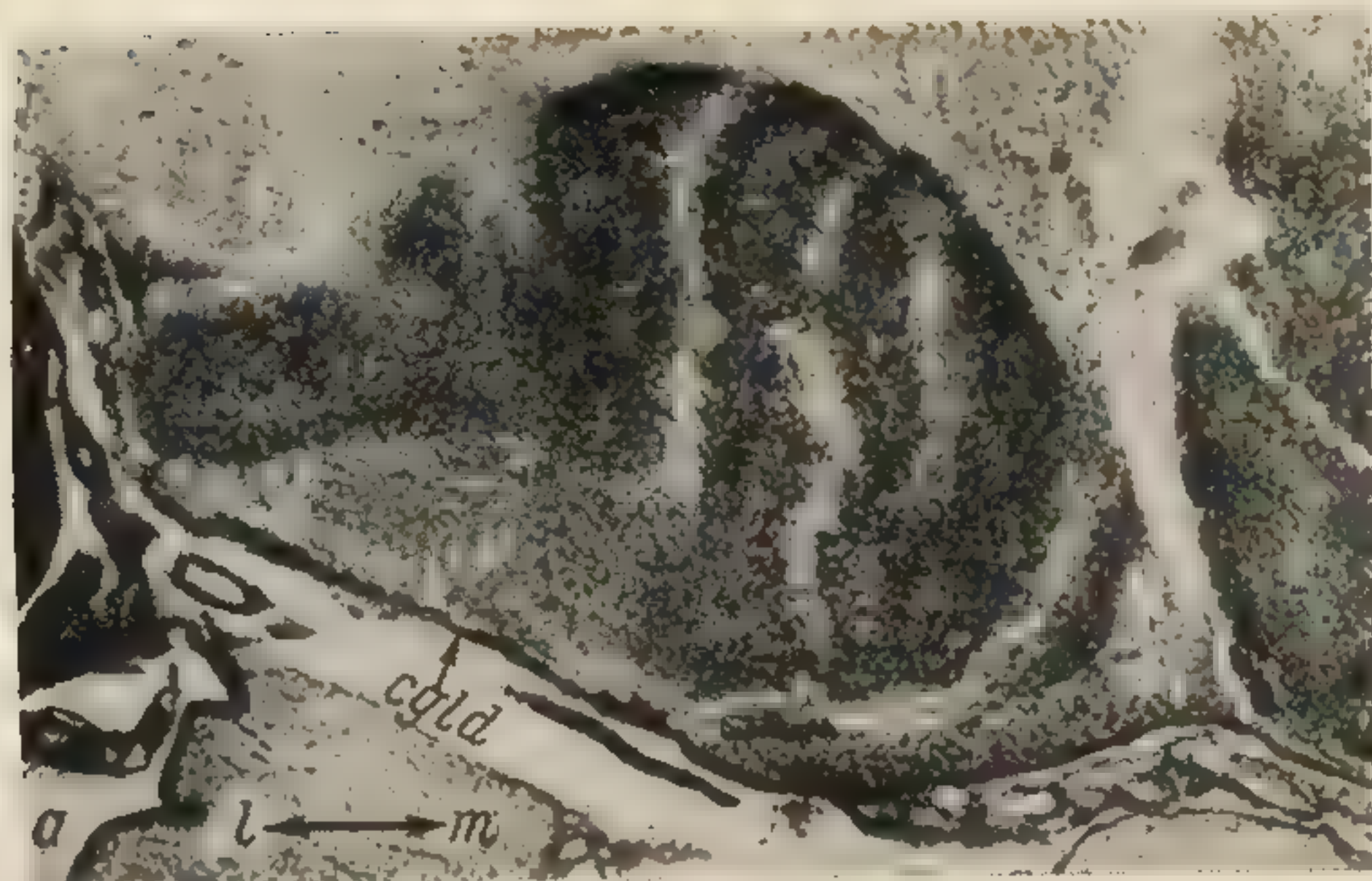


Рис. 51. Развитие наружного коленчатого тела (*cgld*) во II периоде.

a — 5 лунных месяцев; *б* — 6 лунных месяцев; *в* — новорожденный.

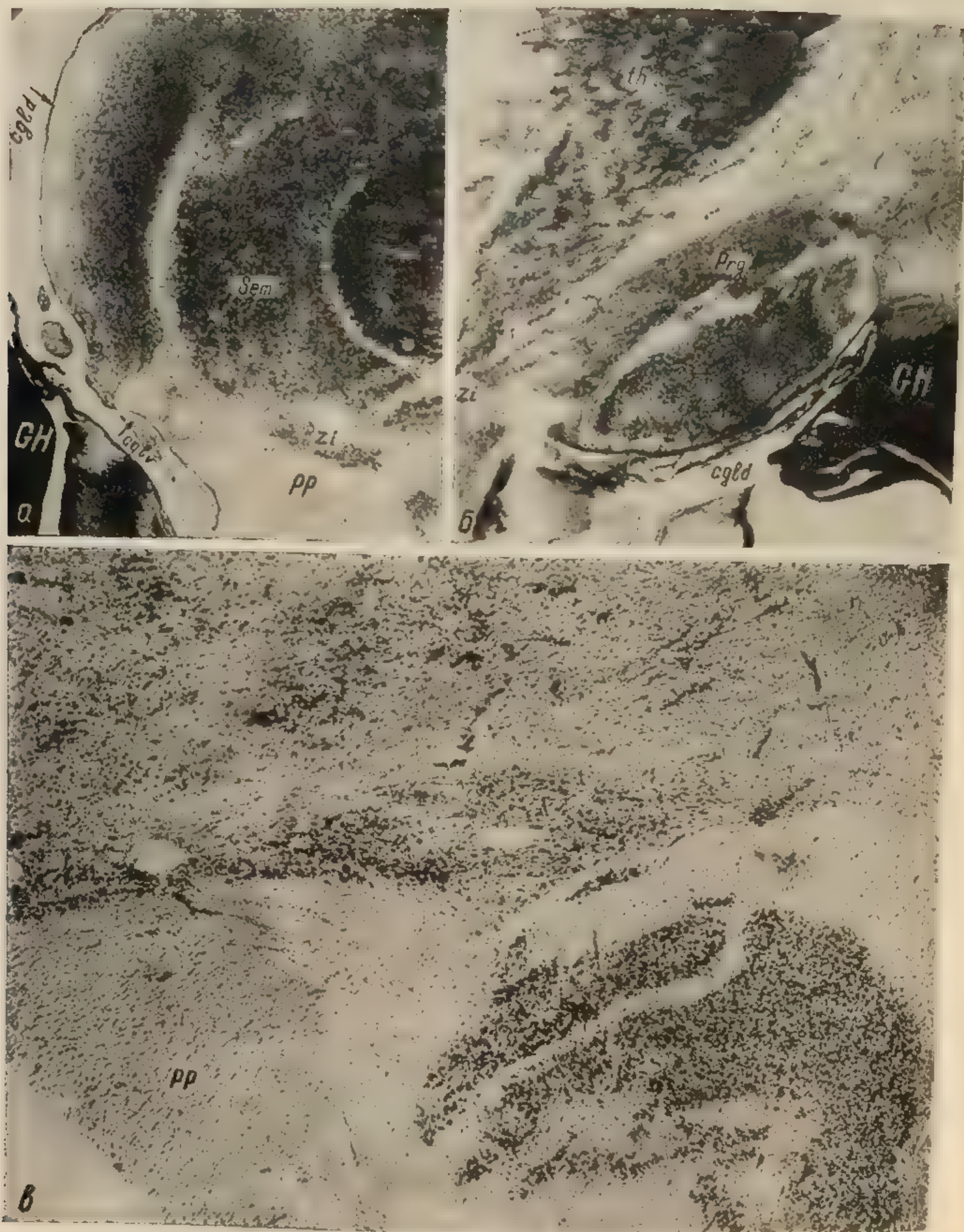


Рис. 52. Развитие предколличатого ядра.

■ — 3 лунных месяца и 1 неделя; б — 5 лунных месяцев; в — 7 лет; *pulv* — подушка зрительного бугра; *cgld* — дорсальное наружное коленчатое тело; *cglu* — вентральное наружное коленчатое тело; *pp* — ножки мозга; *GH* — ганглиозный бугор; *Zi* — Zona incerta; *Prg* — предколличатое ядро; *th* — зрительный бугор; *Sem* — полулунное ядро зрительного бугра.

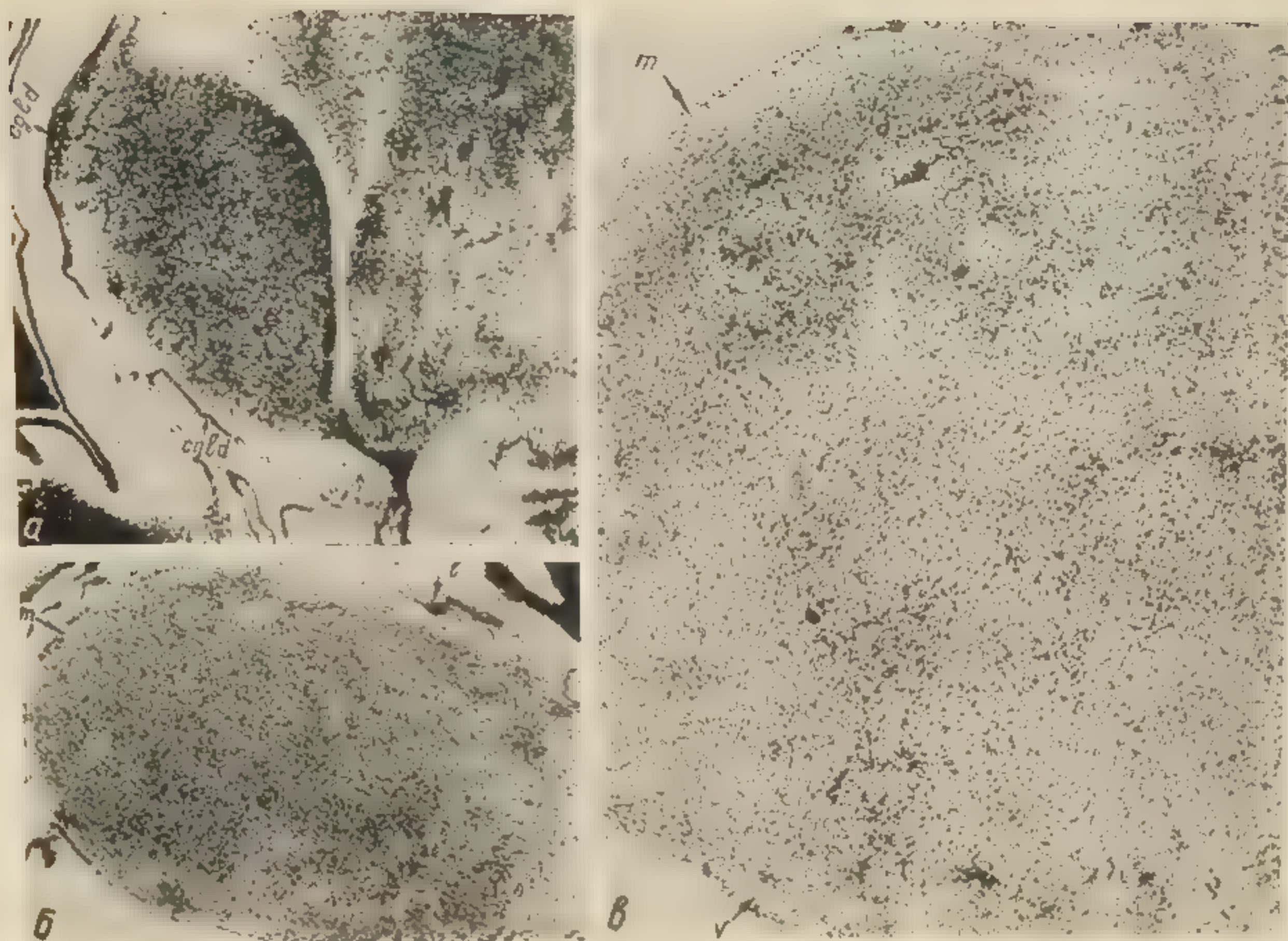


Рис. 53. Развитие подушки зрительного бугра.
a — 4 лунных месяца; *б* — 6 лунных месяцев; *в* — 2 года; *т* — медиальная группа клеток; *л* — латеральная группа клеток; *у* — вентральная группа клеток. Остальные обозначения те же, что и на предыдущих рисунках.

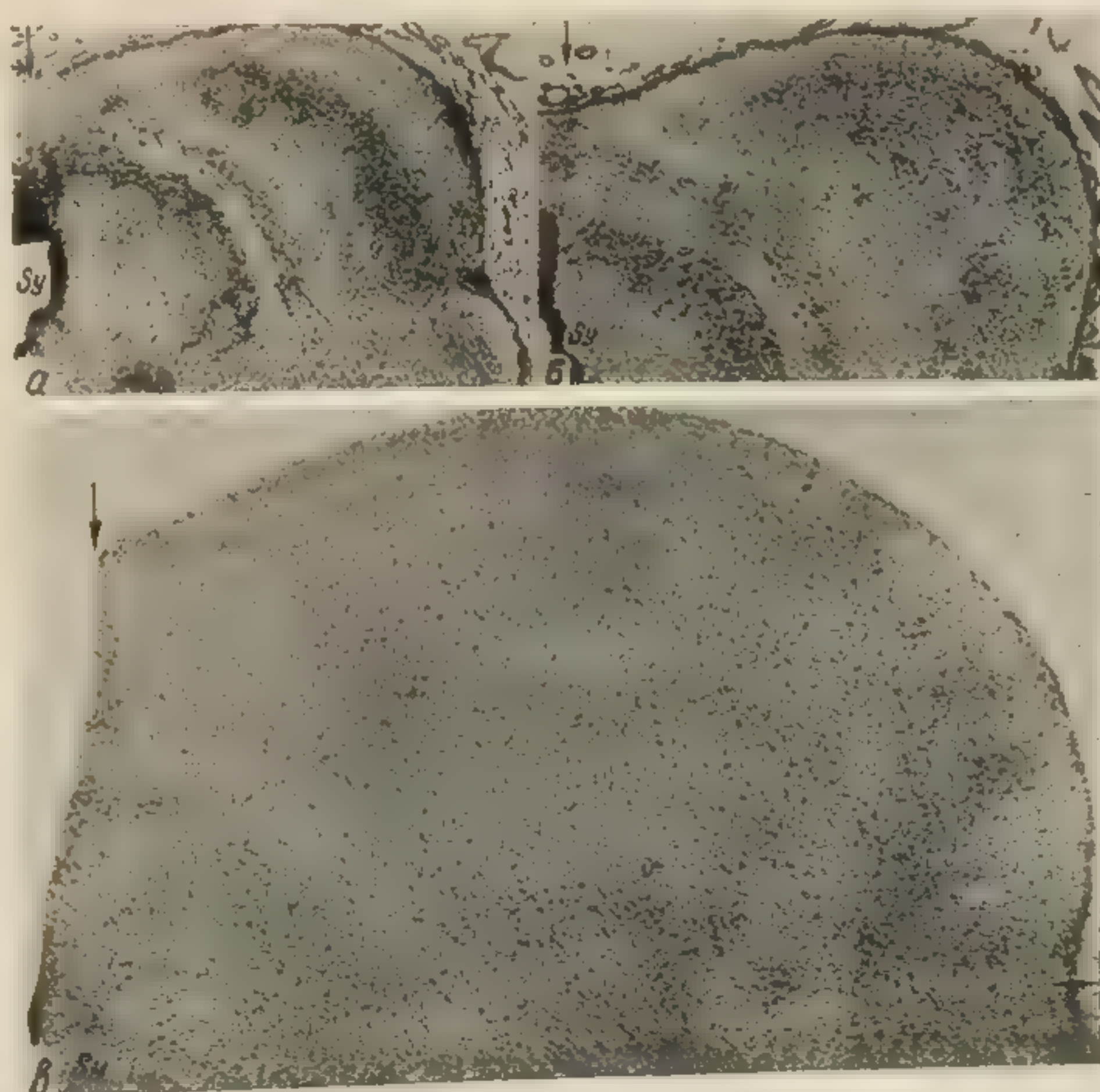


Рис. 54. Развитие переднего двухолмия.
a — 4 лунных месяца; *б* — 6 лунных месяцев; *в* — 7 лет.
Sy — силвиев водопровод.

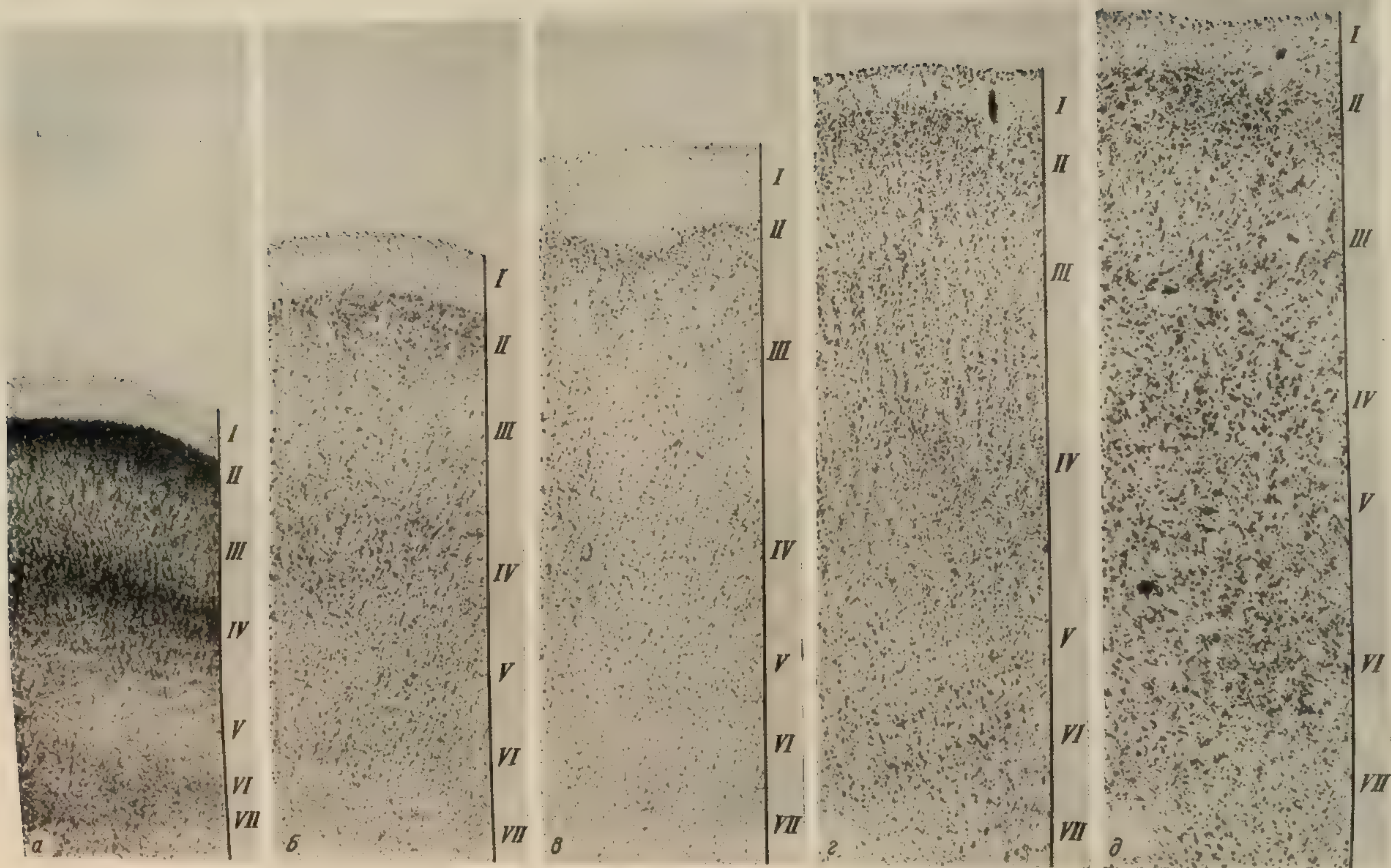


Рис. 55. Верхняя височная подобласть. Поле 41.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 2 года; д — 7 лет.

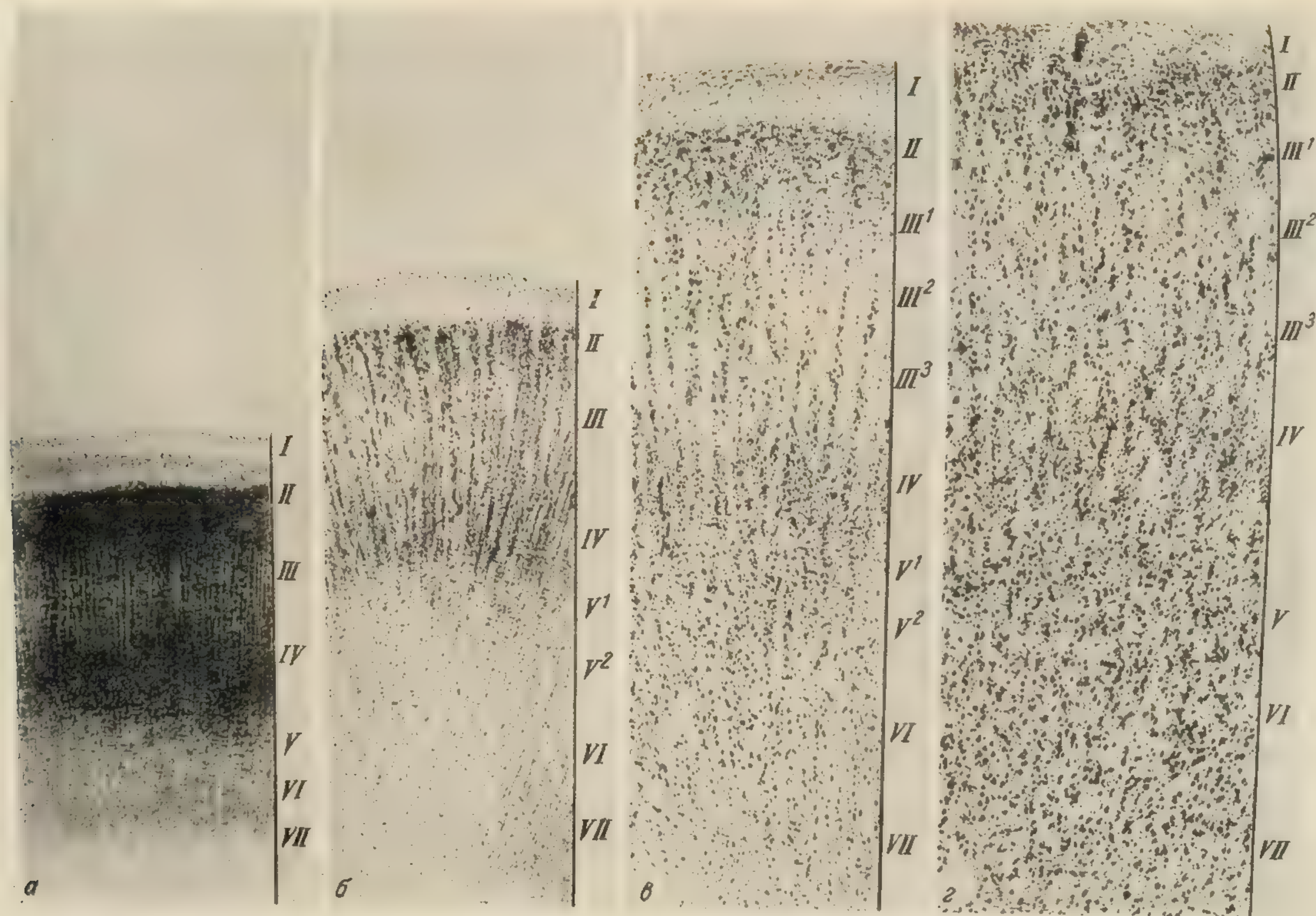


Рис. 56. Верхняя височная подобласть. Поле 22.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 2 года.

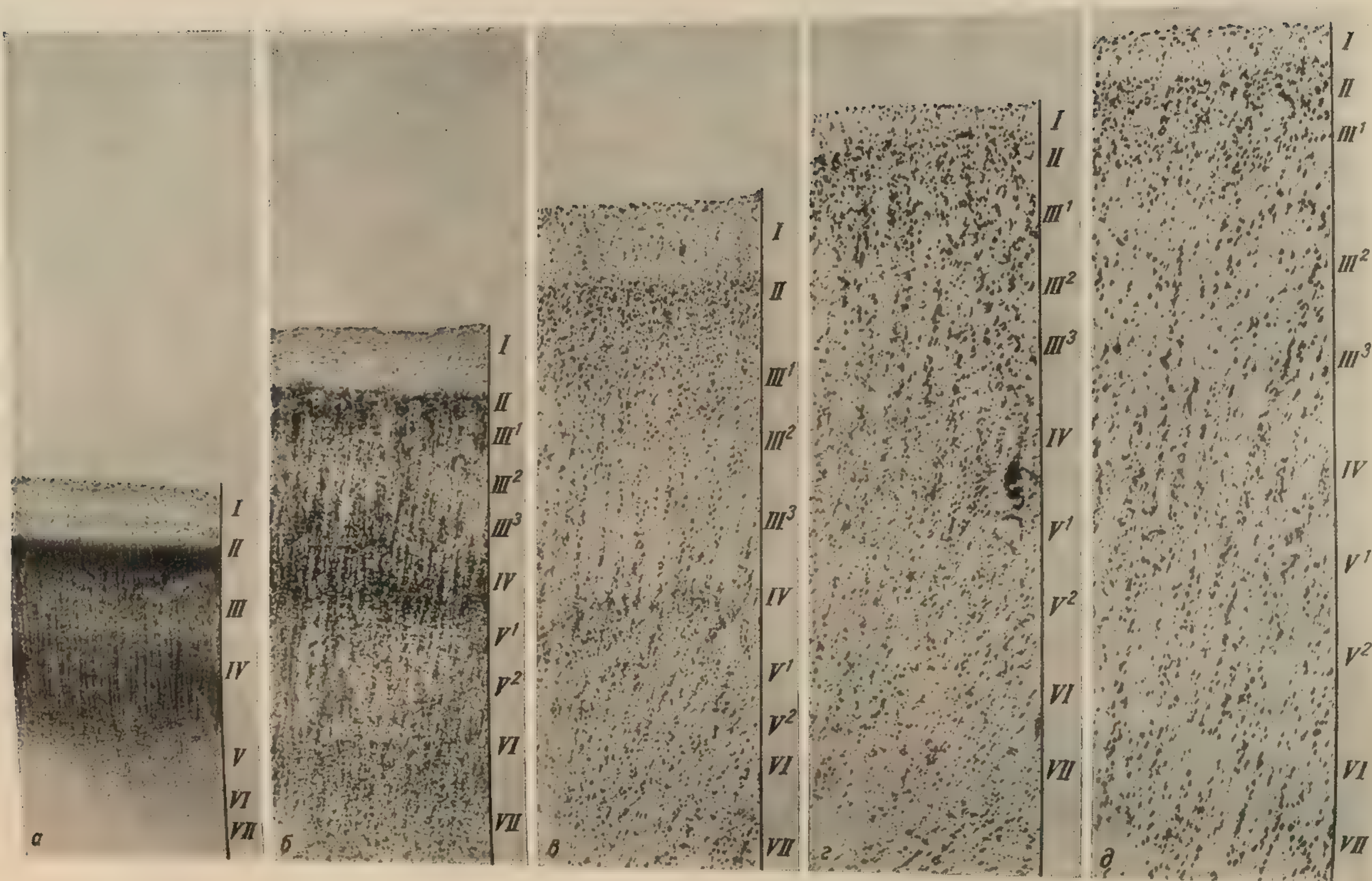


Рис. 57. Средняя височная подобласть. Поле 21.
 ■ — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 2 года; д — 7 лет.

Рис. 57. Средняя височная подобласть. Поле 21.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 2 года; д — 7 лет.

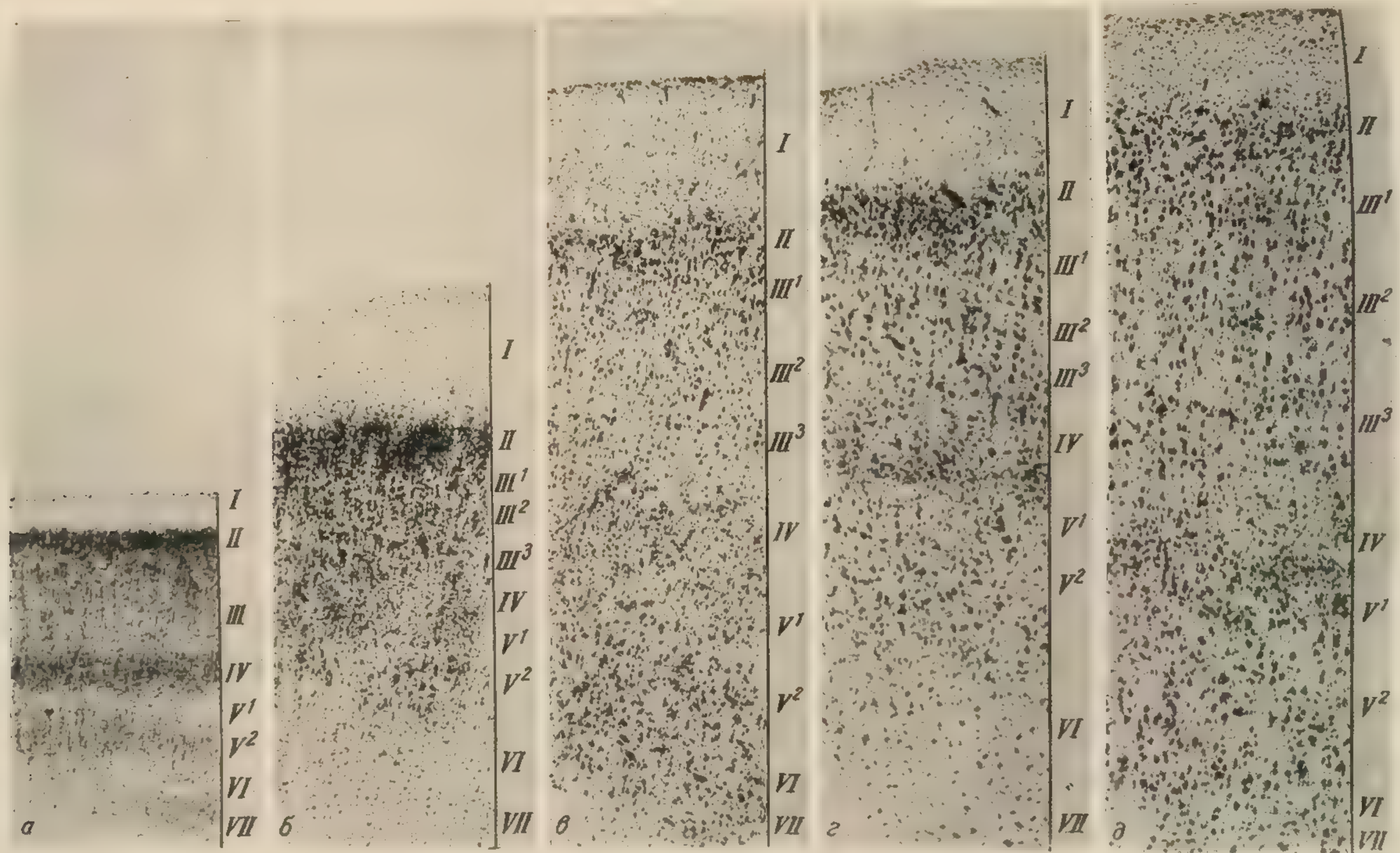


Рис. 58. Нижняя височная область. Поле 201.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 2 года; д — 7 лет.

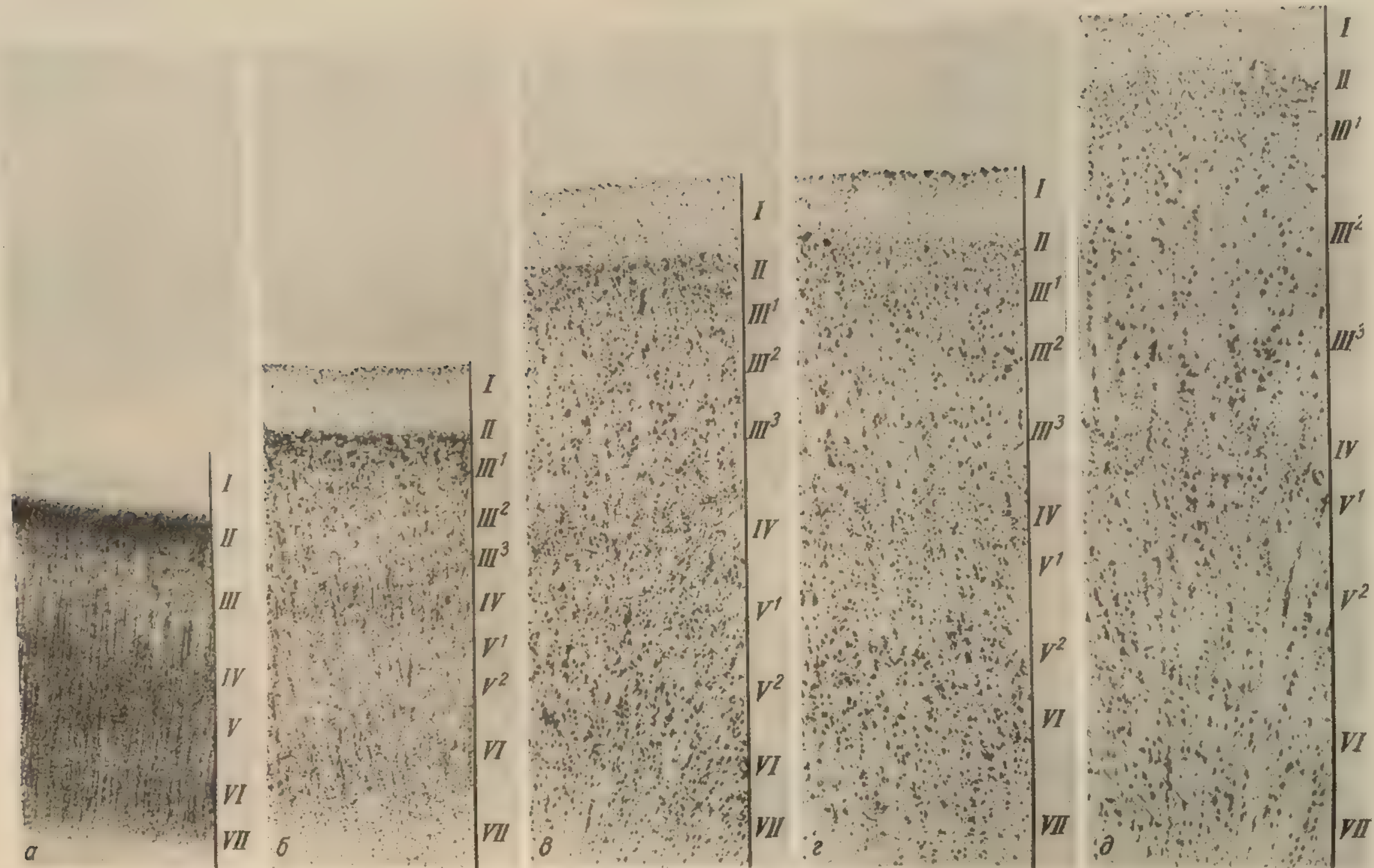


Рис. 59. Нижняя височная подобласть. Поле 20tc.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 2 года; д — 7 лет.

Рис. 59. Нижняя височная полость. Поле 20tc.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 2 года; д — 7 лет.

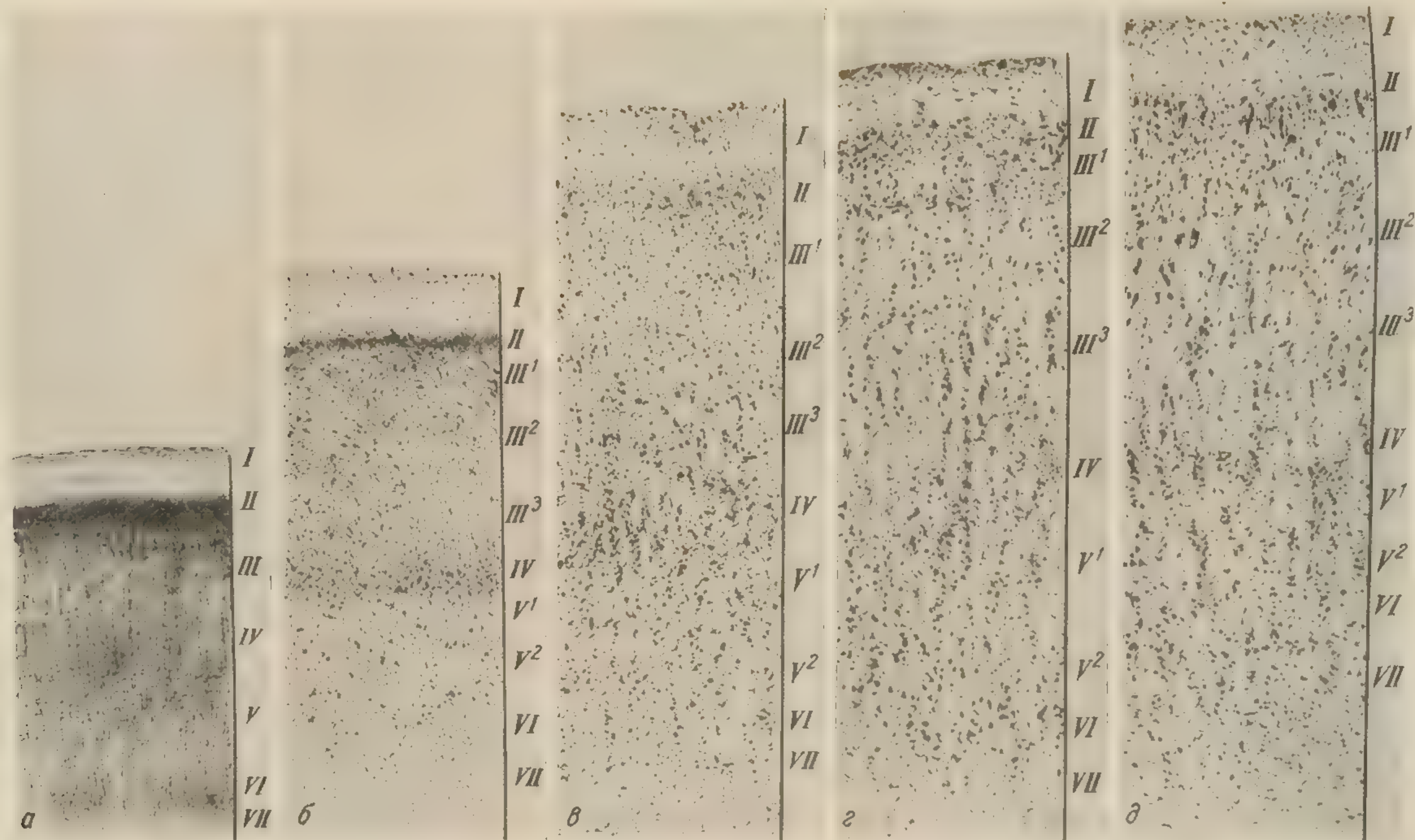


Рис. 60. Нижняя височная подобласть. Поле 20b.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 2 года; д — 7 лет.

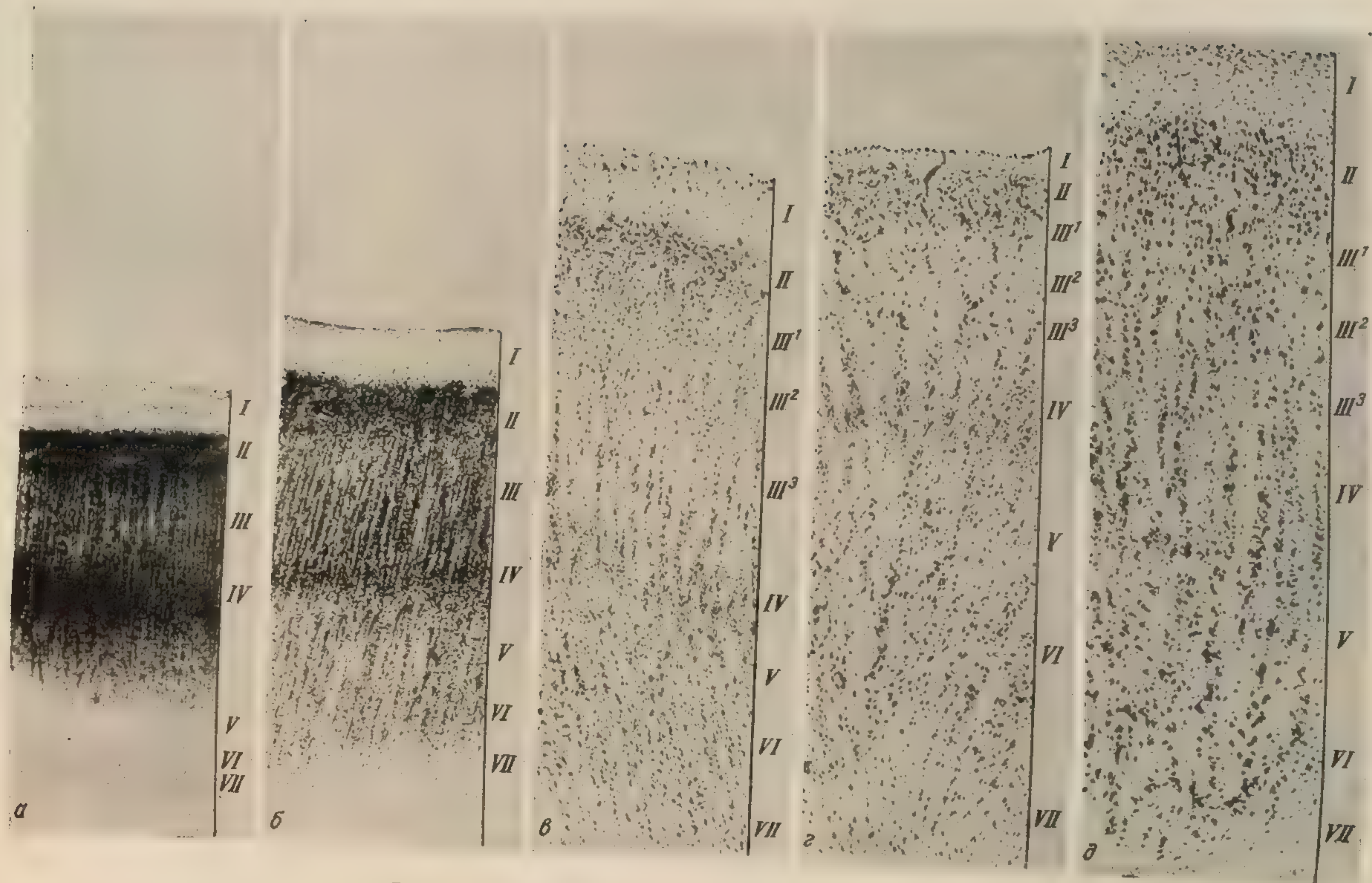


Рис. 61. Височно-теменно-затылочная подобласть.
 а — верхний отдел ■ 6 лунных месяцев; б — верхний отдел у новорожденного; ■ — поле 37b — 1 год; г — поле 37b — 2 года; д — поле 37b — 7 лет.

Рис. 61. Височно-теменно-затылочная подобласть.
а -- верхний отдел в 6 лунных месяцев; б -- верхний отдел у новорожденного; в -- поле 37б -- 1 год; г -- поле 37б -- 2 года; д -- поле 37б

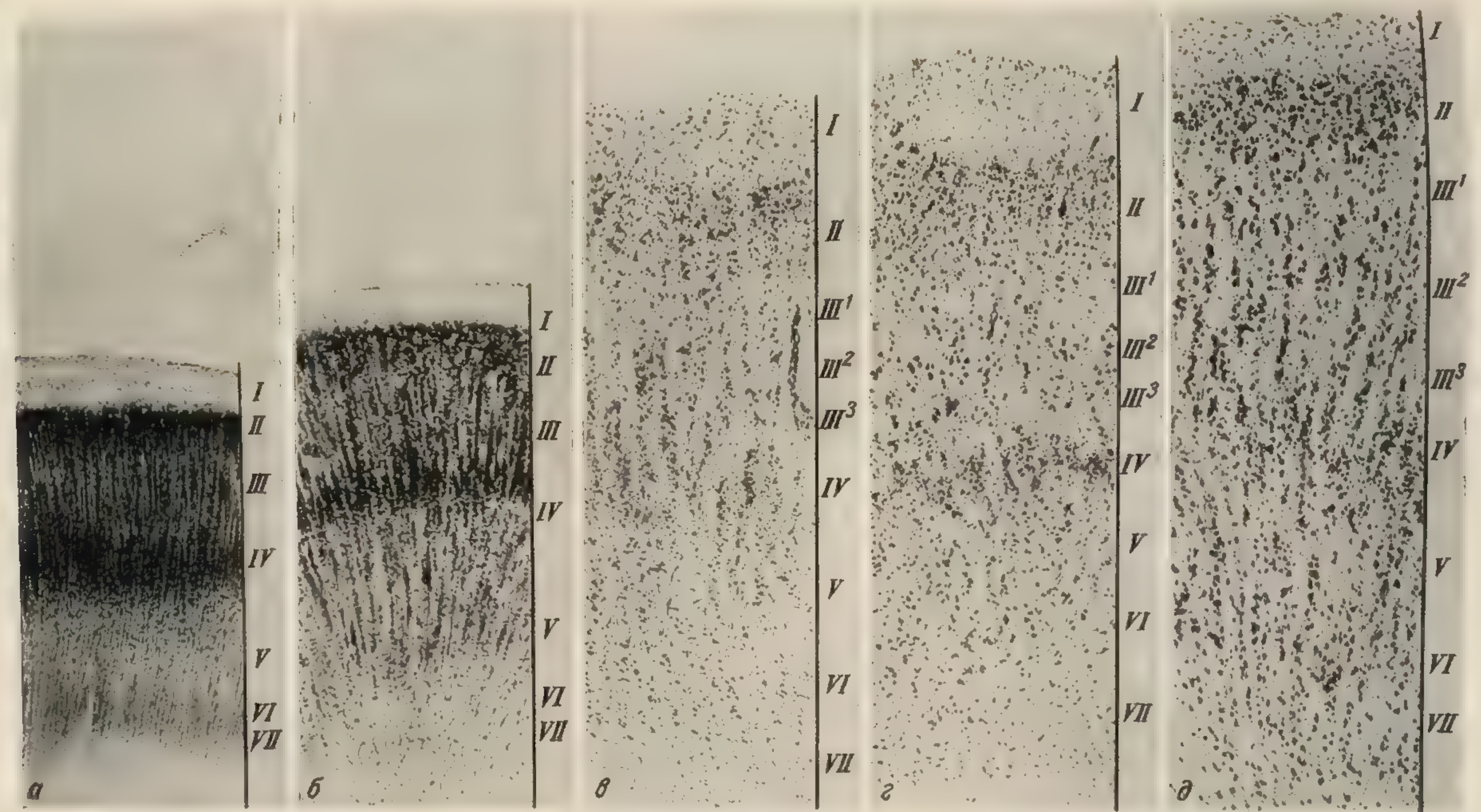


Рис. 62. Височно-теменно-затылочная подобласть.
а -- нижний отдел -- 6 лунных месяцев; б -- поле 37а у новорожденного; в -- поле 37а -- 1 год; г -- поле 37а -- 2 года; д -- поле 37а -- 7 лет.

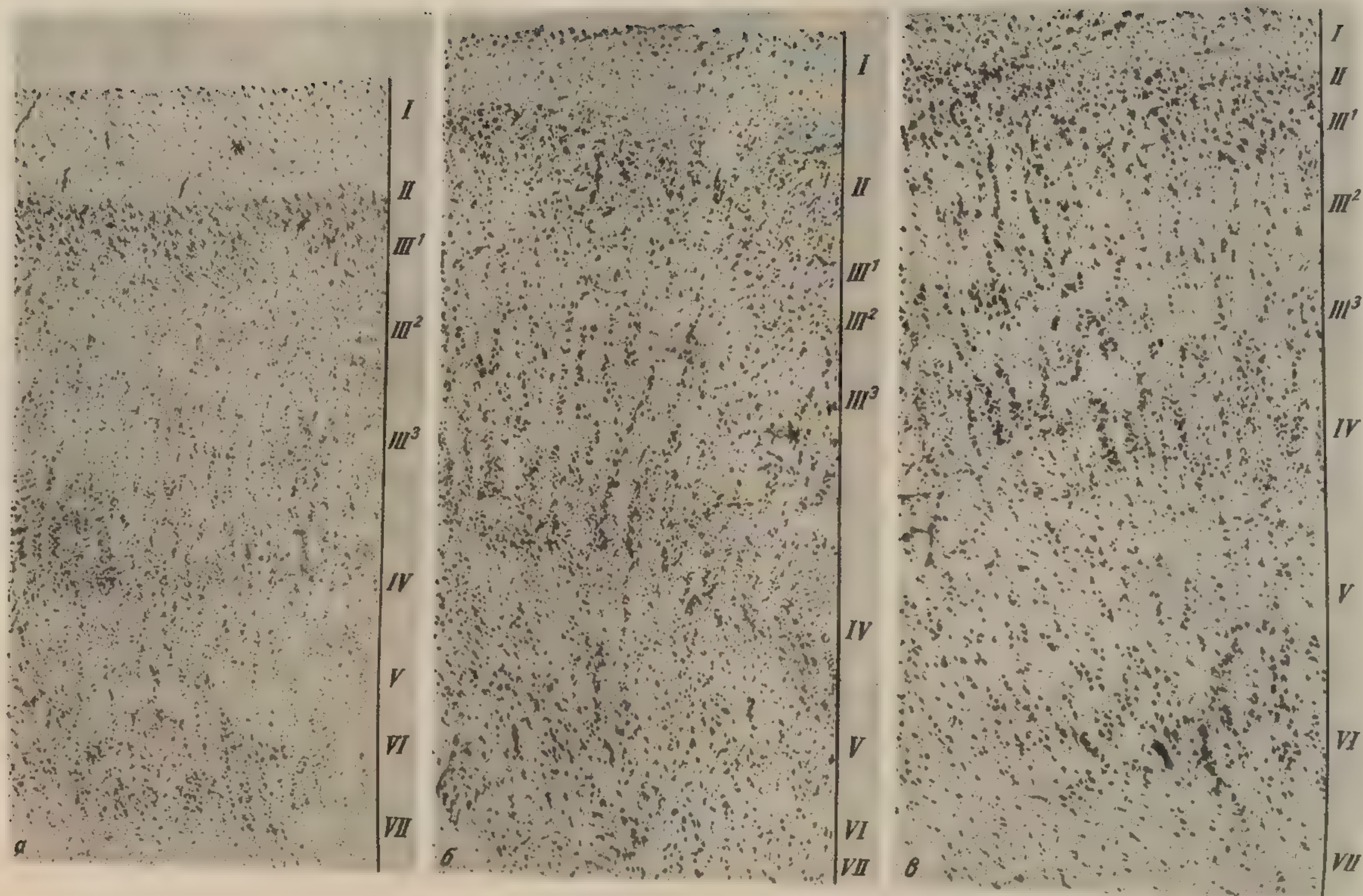


Рис. 63. Височно-теменно-затылочная подобласть.
 а — поле 37с — 1 год; б — поле 37с — 2 года; в — поле 37с — 7 лет.

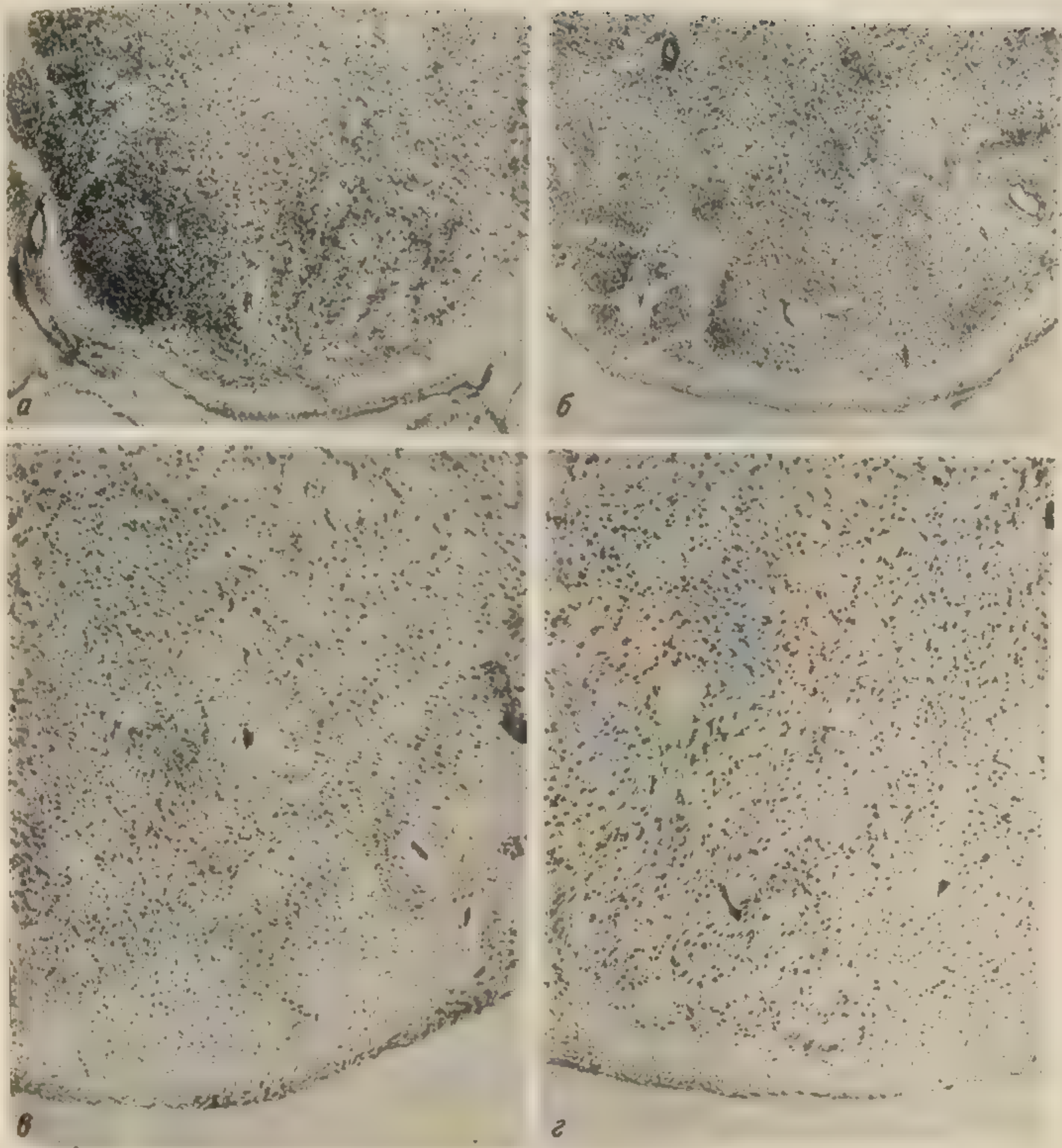


Рис. 64. Внутреннее коленчатое тело.
а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год, г — 7 лет.

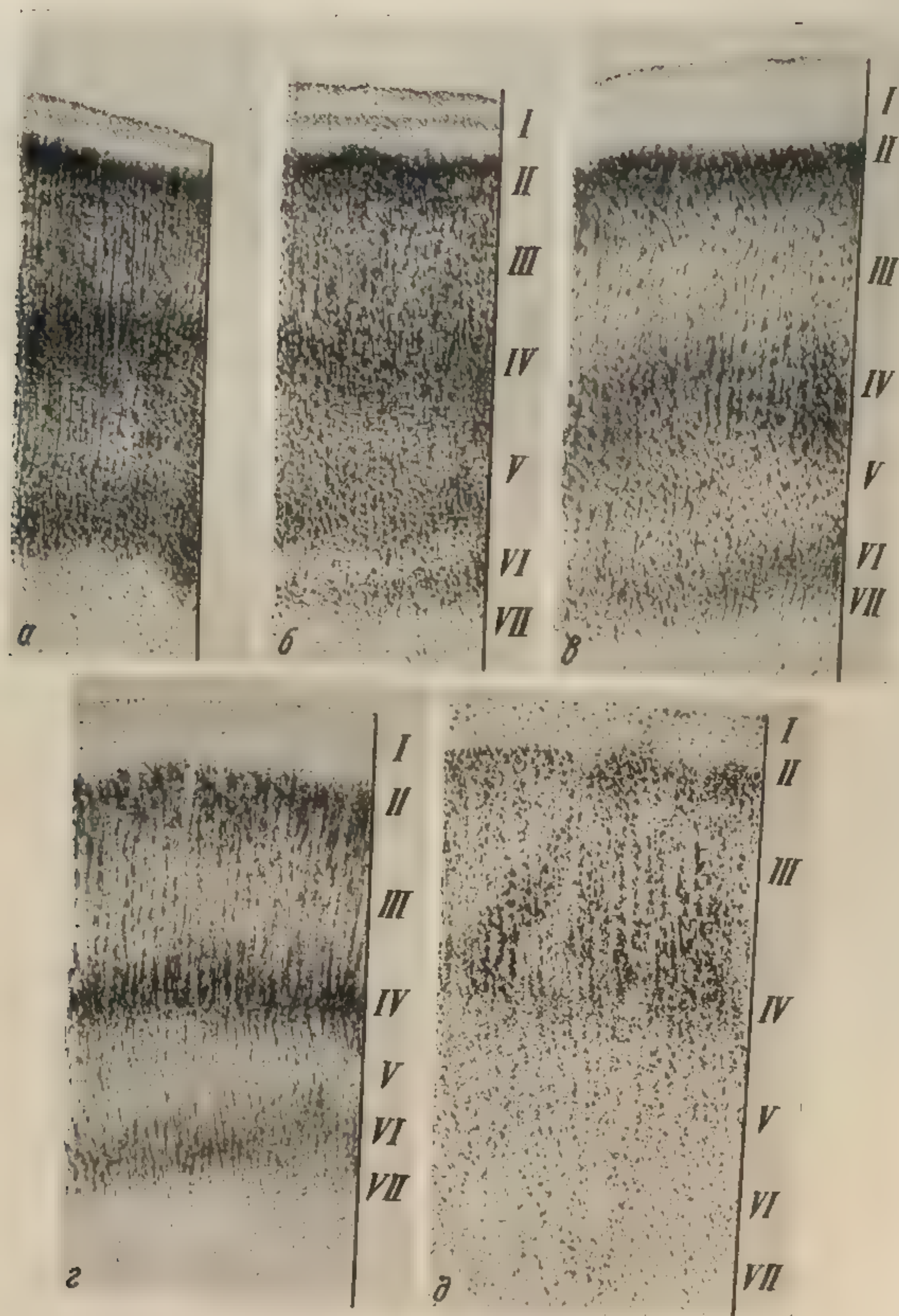


Рис. 65. Цитоархитектоника поля 39.
 а — 6 лунных месяцев; б — 7 лунных месяцев; в — 9 лунных месяцев; г — новорожденного; д — 2 недели жизни.

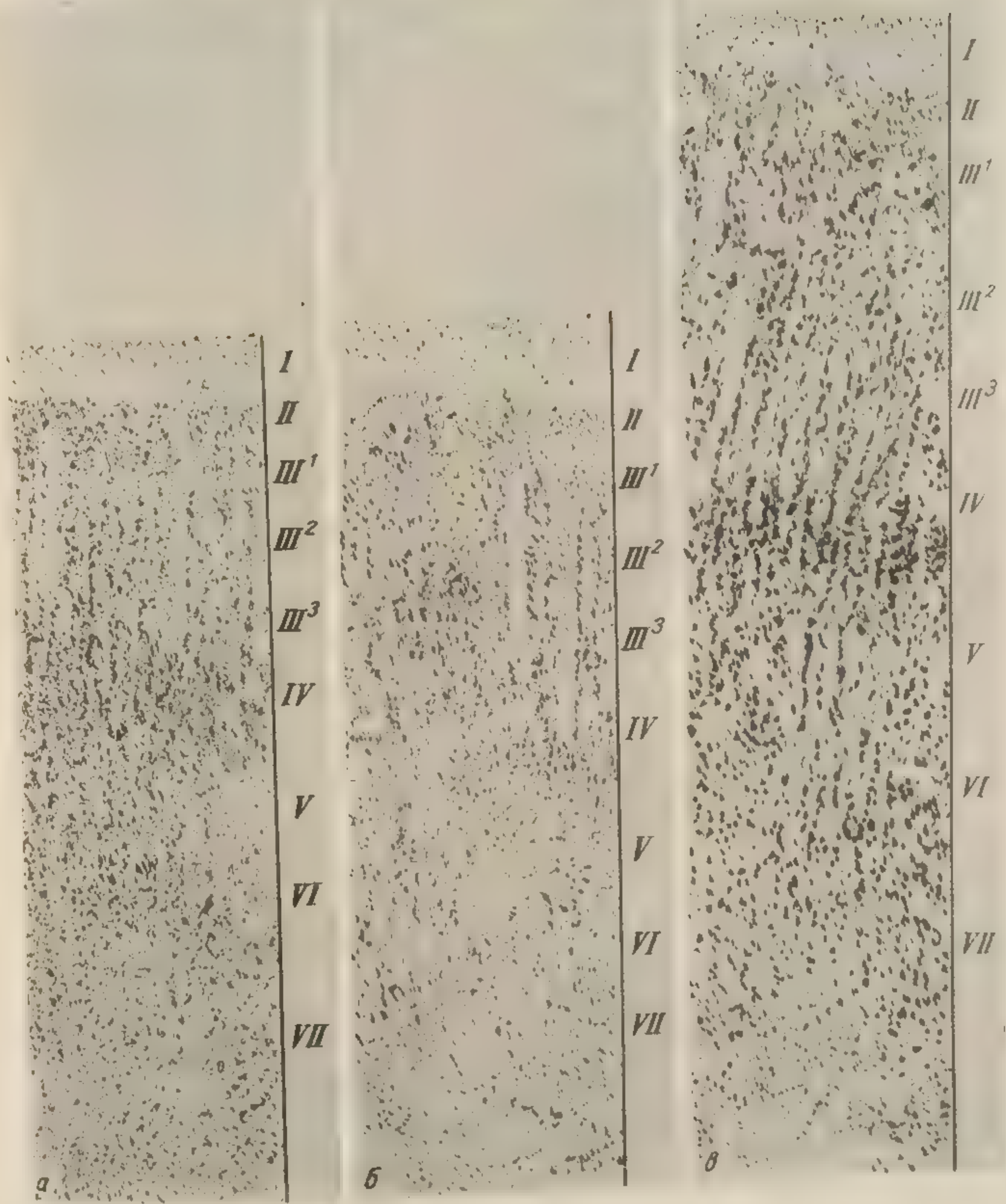


Рис. 66. Цитоархитектоника полн 39.
 а — 1 год; б — 2 года; в — 7 лет.

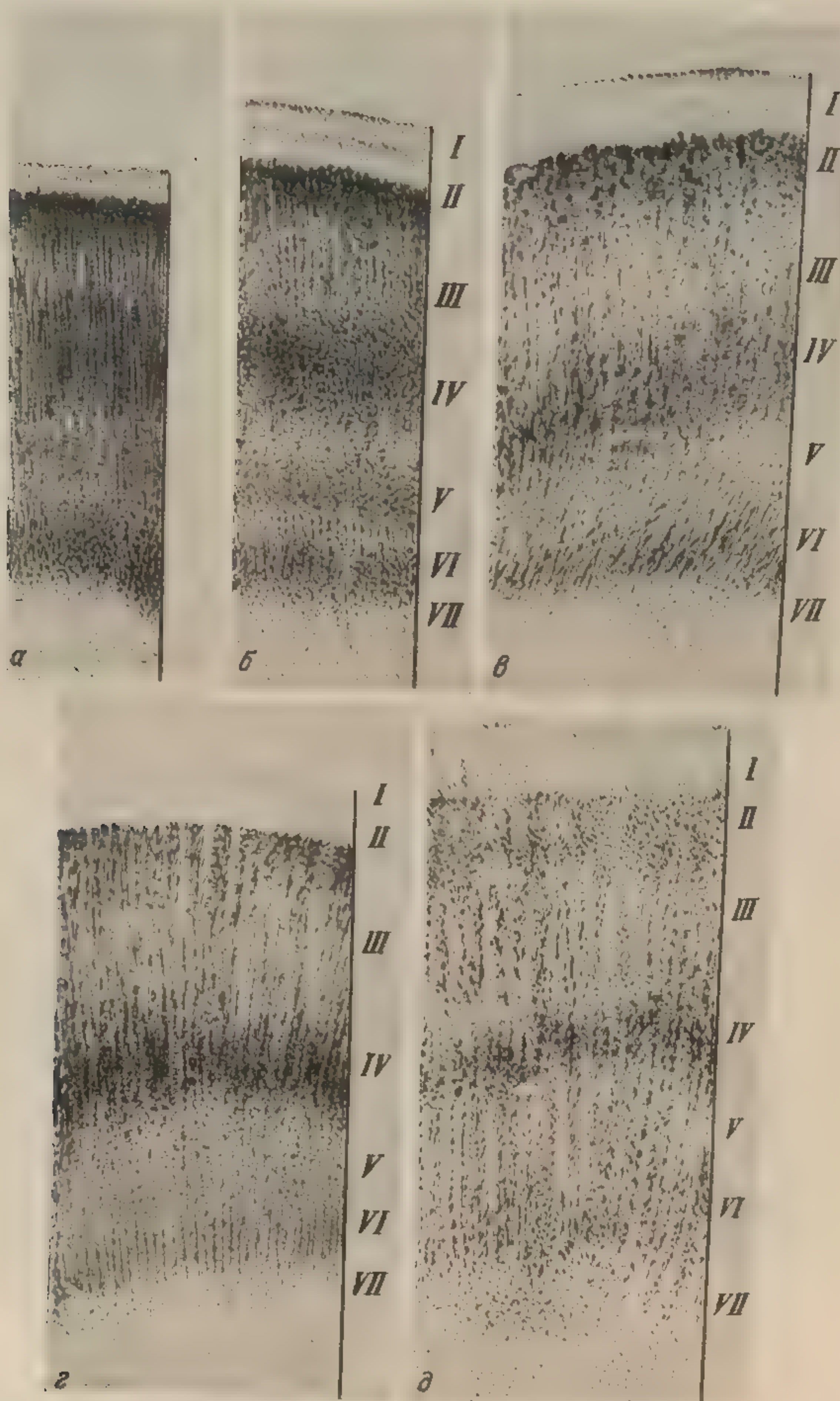


Рис. 67. Цитоархитектоника поля 40.
 а — 6 лунных месяцев; б — 7 лунных месяцев; в — 9 лунных месяцев; г — новорожденного; д — 2 недели жизни.

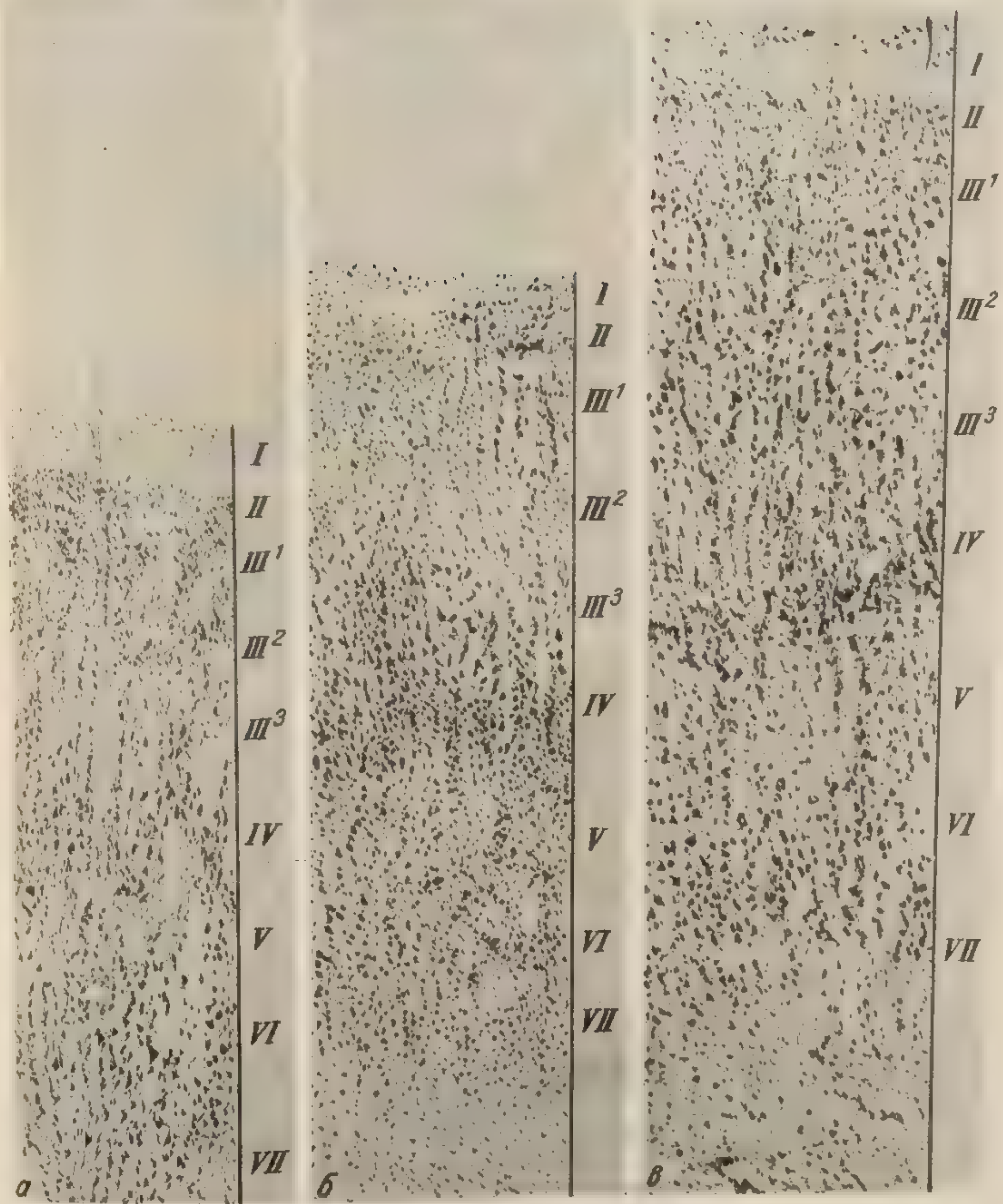


Рис. 68. Цитоархитектоника поля 40.
а — 1 год; б — 3 года; в — 7 лет.

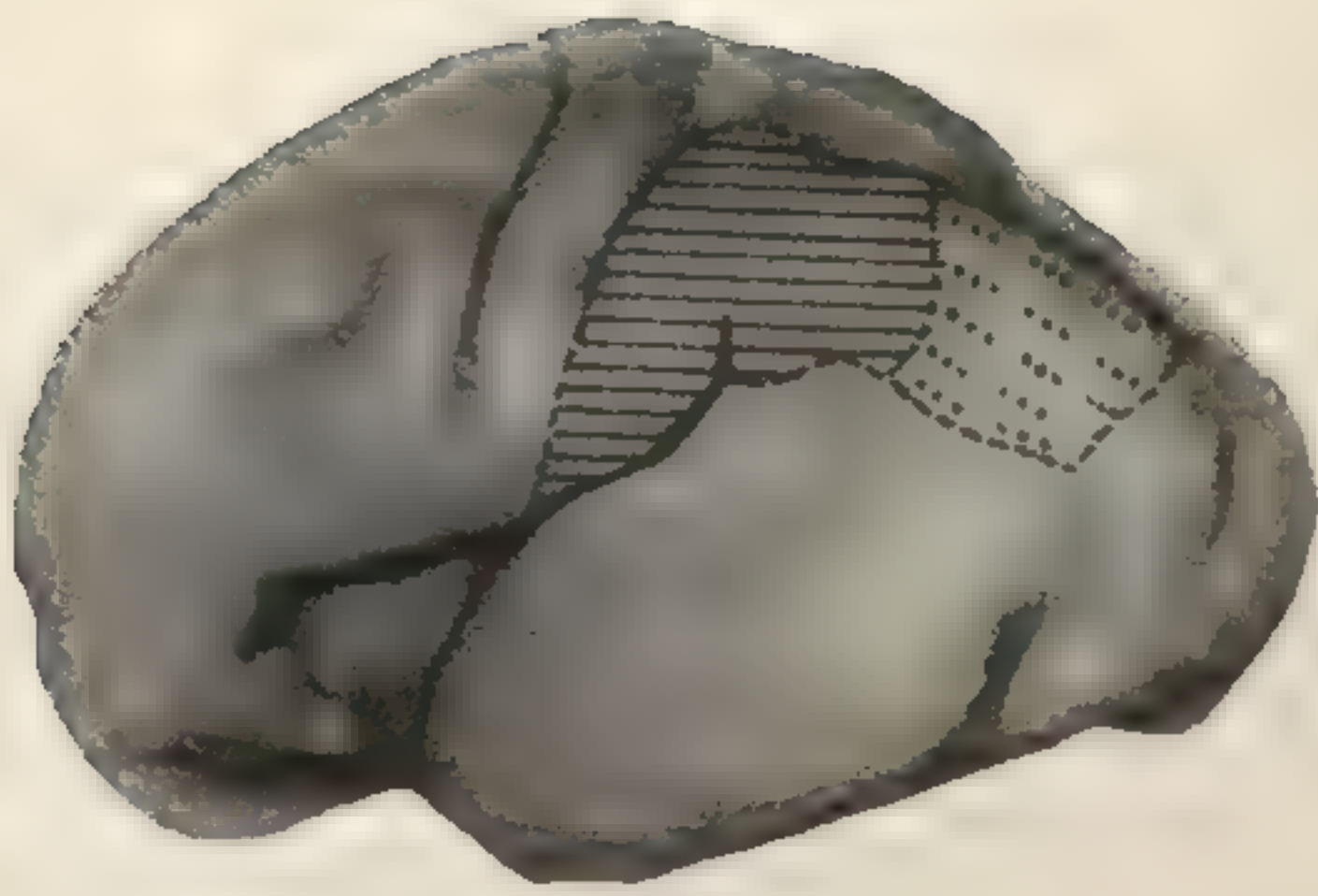


Рис. 69. Наружная поверхность левого полушария мозга плода 6 лунных месяцев с топографической картой цитоархитектонических полей нижней теменной области.

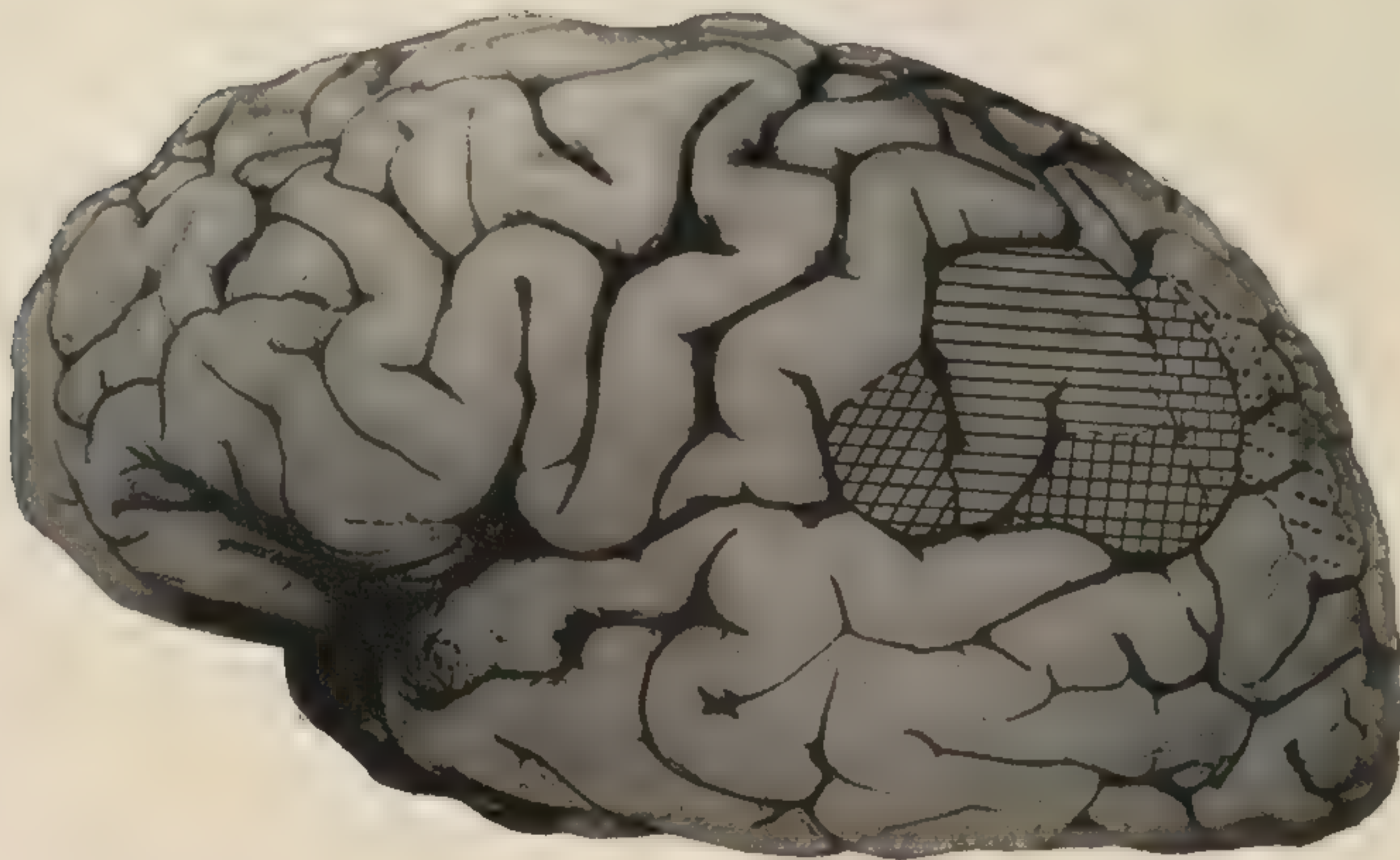


Рис. 70. Наружная поверхность левого полушария мозга ребенка в возрасте 1 года с топографической картой цитоархитектонических полей и подполей нижней теменной области.

Штрихами обозначены поле 40 ■ его подполя, точками — поле 39 и его подполя.



Рис. 71. Кора мозга плода около 5 лунных месяцев. Дифференцировка полей 3 и 4 на месте будущей центральной борозды.

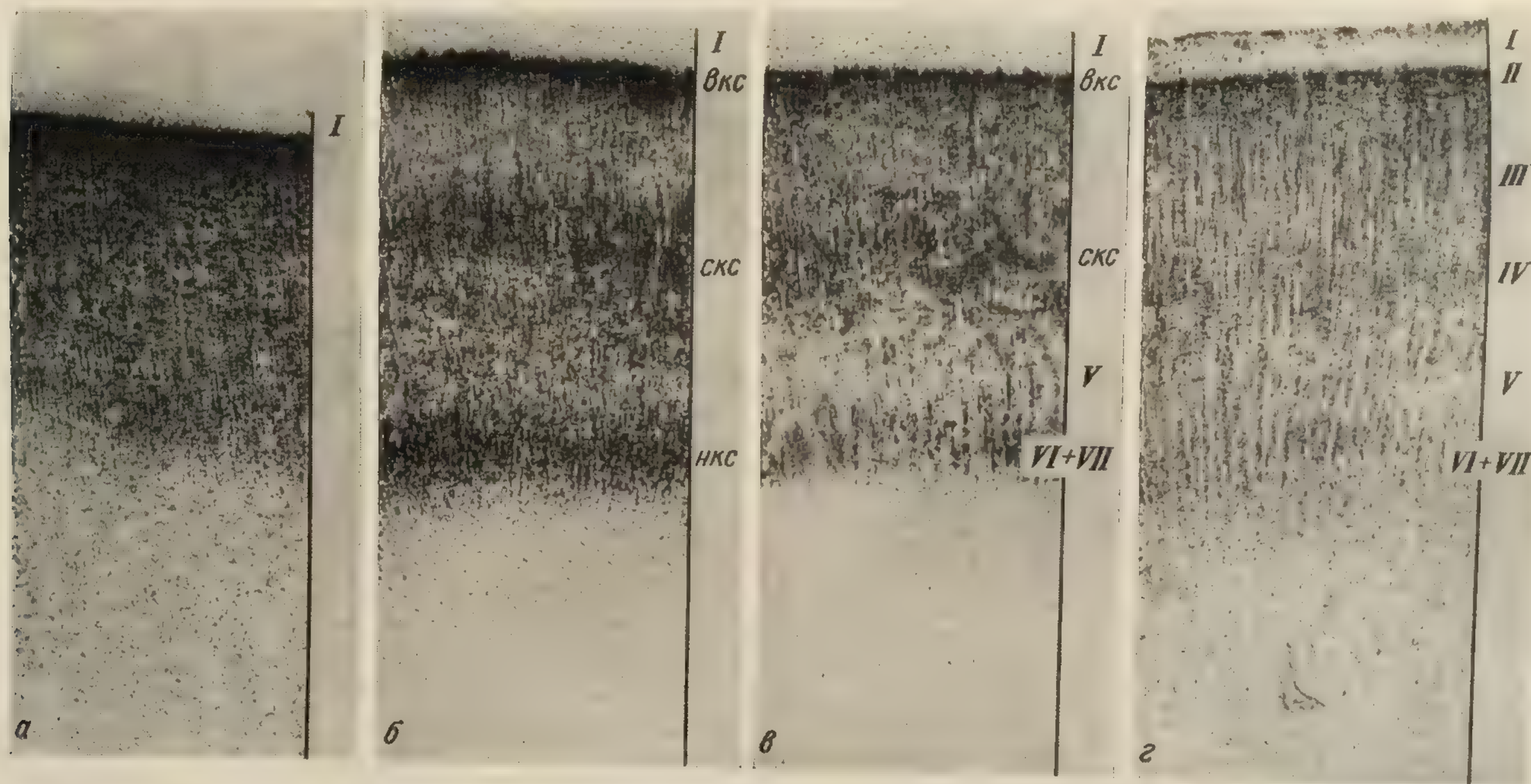


Рис. 72. Развитие поля 1.
 а — $5\frac{1}{2}$ лунных месяцев; б — 6 лунных месяцев; в — 7 лунных месяцев; г — на 8-м лунном месяце. Комплексы слоев: вкс — верхний, скс — средний; нкс — нижний.

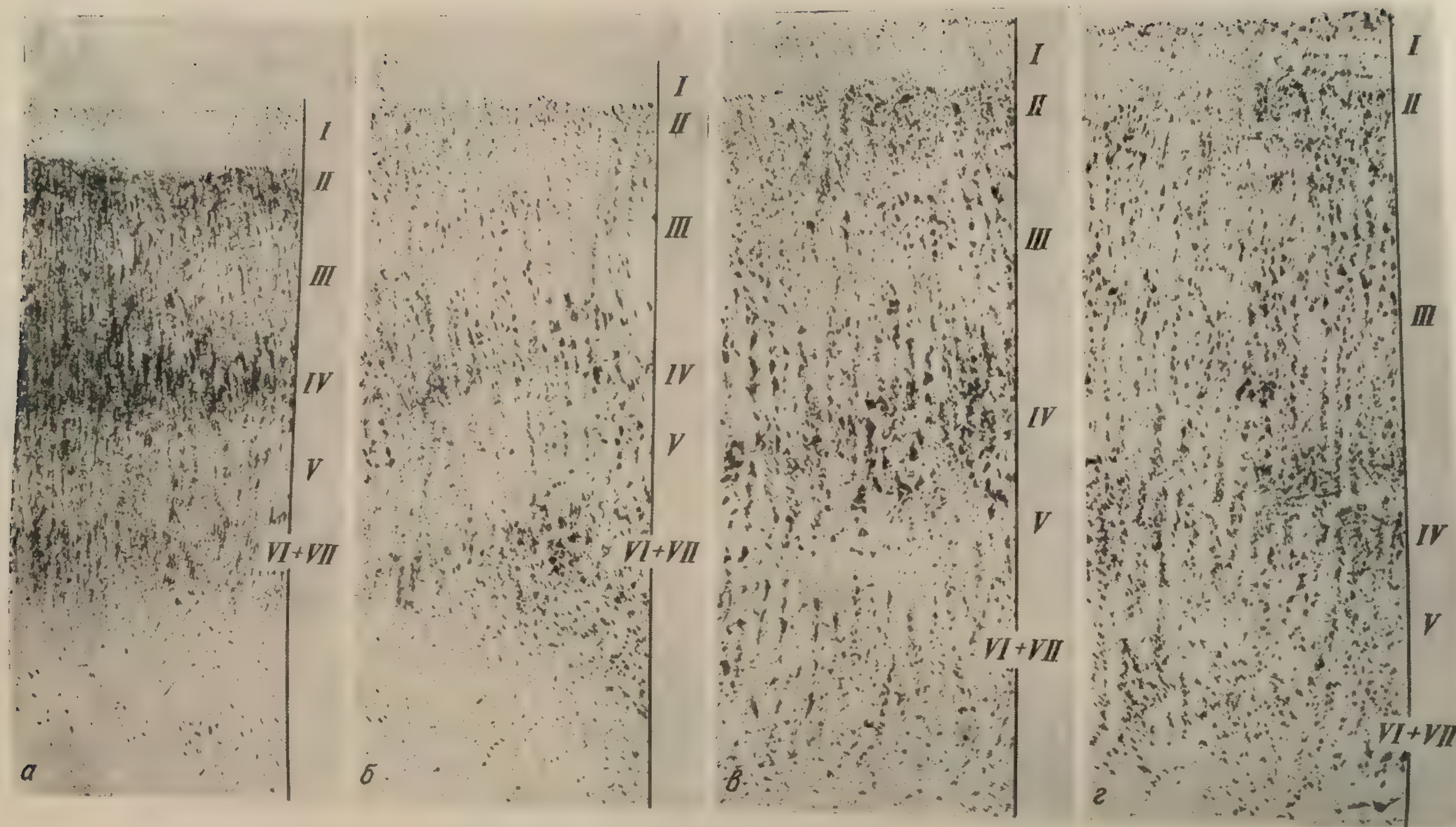


Рис. 73. Поле 1.
 а — новорожденный; б — 5½ месяцев; в — 1 год; г — 2 года.

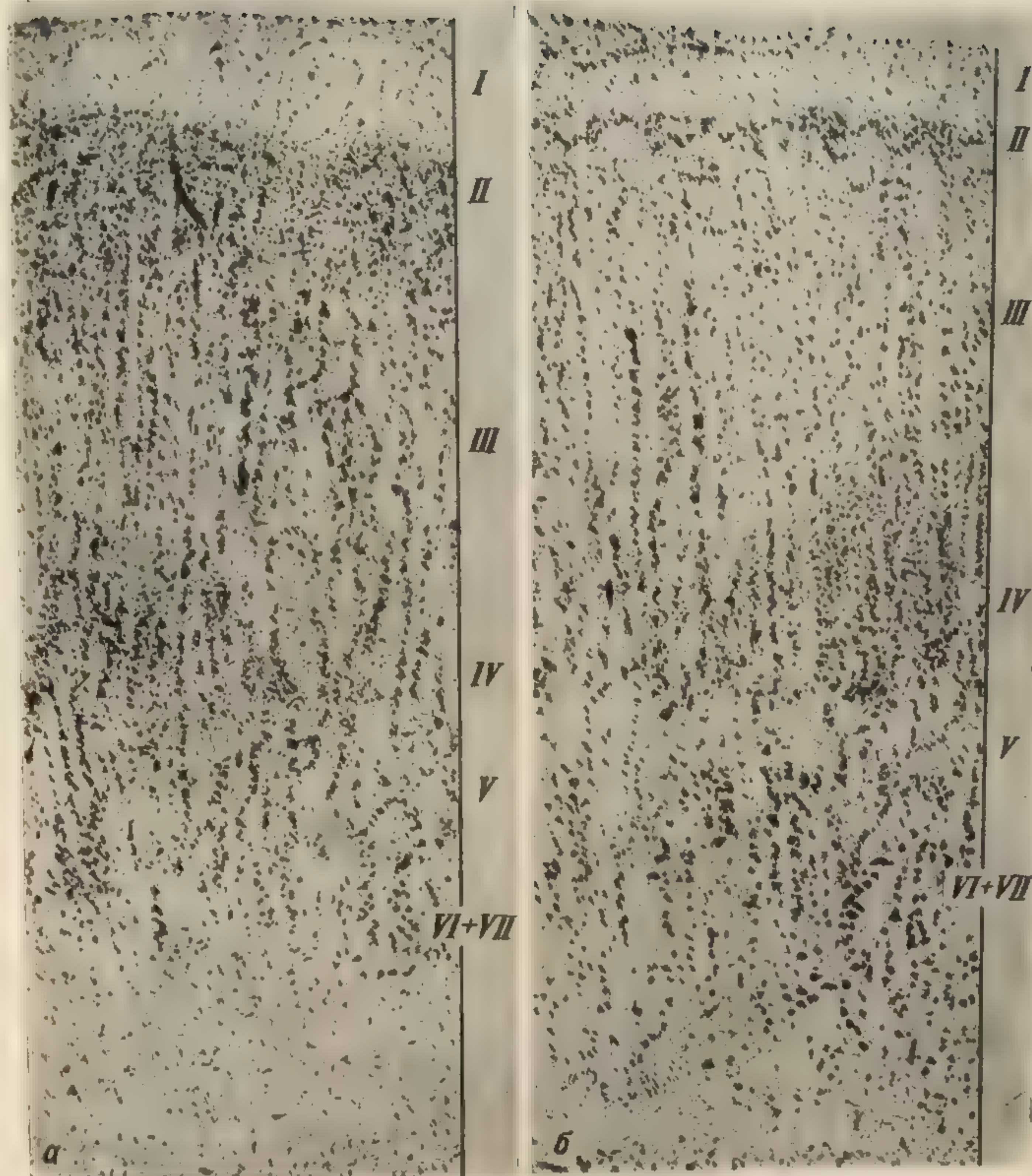


Рис. 74. Поле 1.
а — 4 года; б — 7 лет.

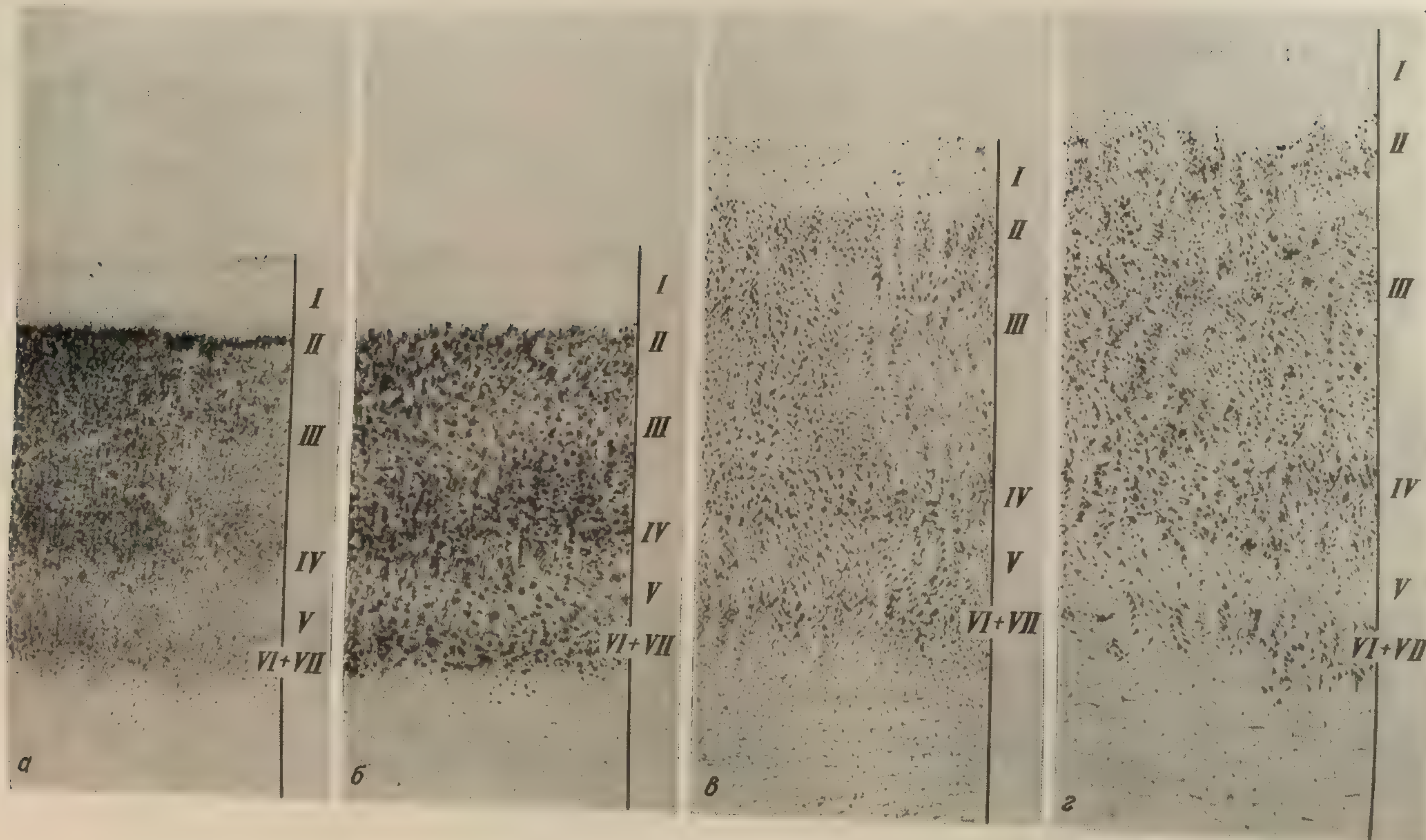


Рис. 75. Развитие поля 3.
 а — плод 7 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 5½ месяцев; г — 1 год.

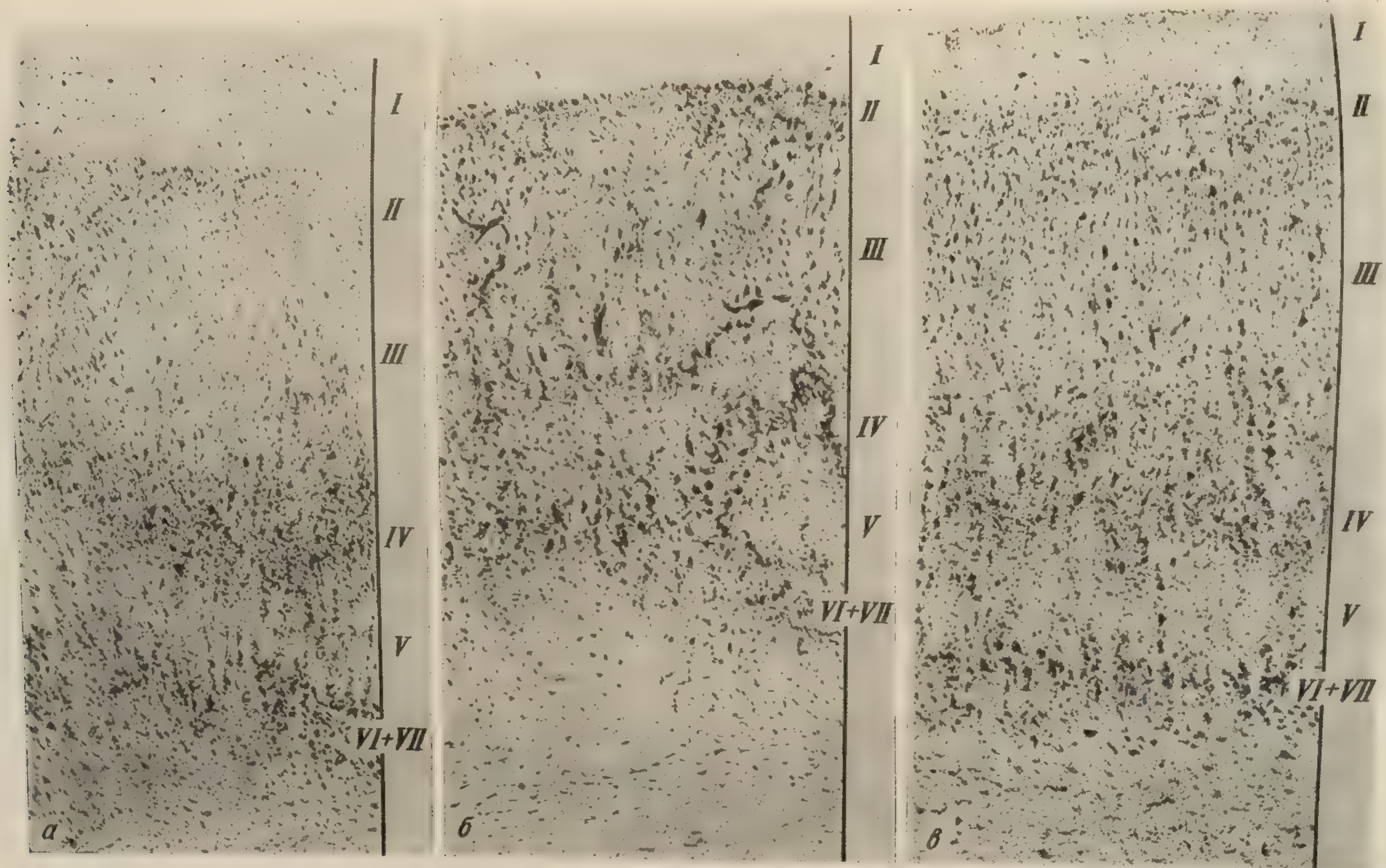


Рис. 76. Поле 3.
а — 2 года; б — 4 года; в — 7 лет.

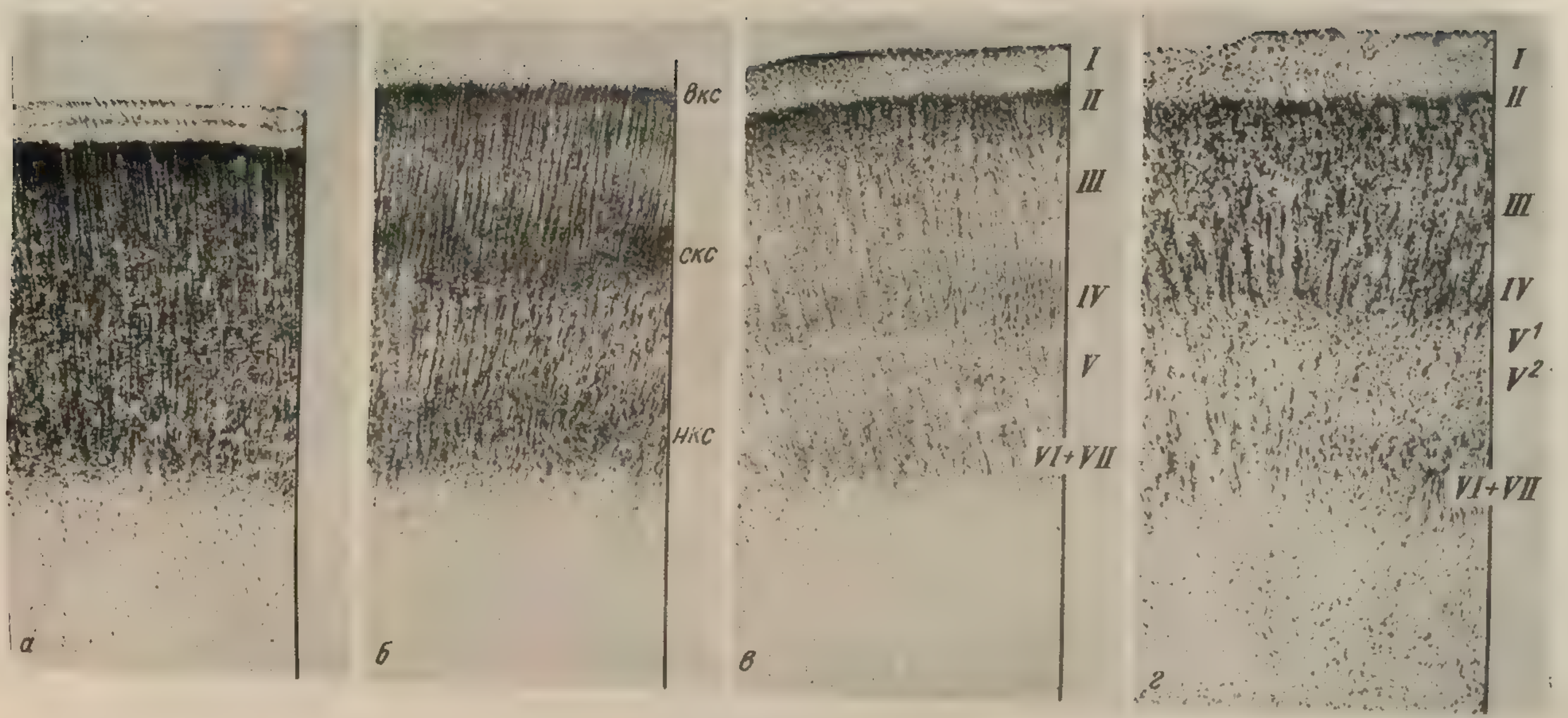


Рис. 77. Развитие поля 5.
 а — 5½ лунных месяцев; б — 6 лунных месяцев; в — на 8-м лунном месяце; г — новорожденный. Обозначения те же, что и на рис. 72.

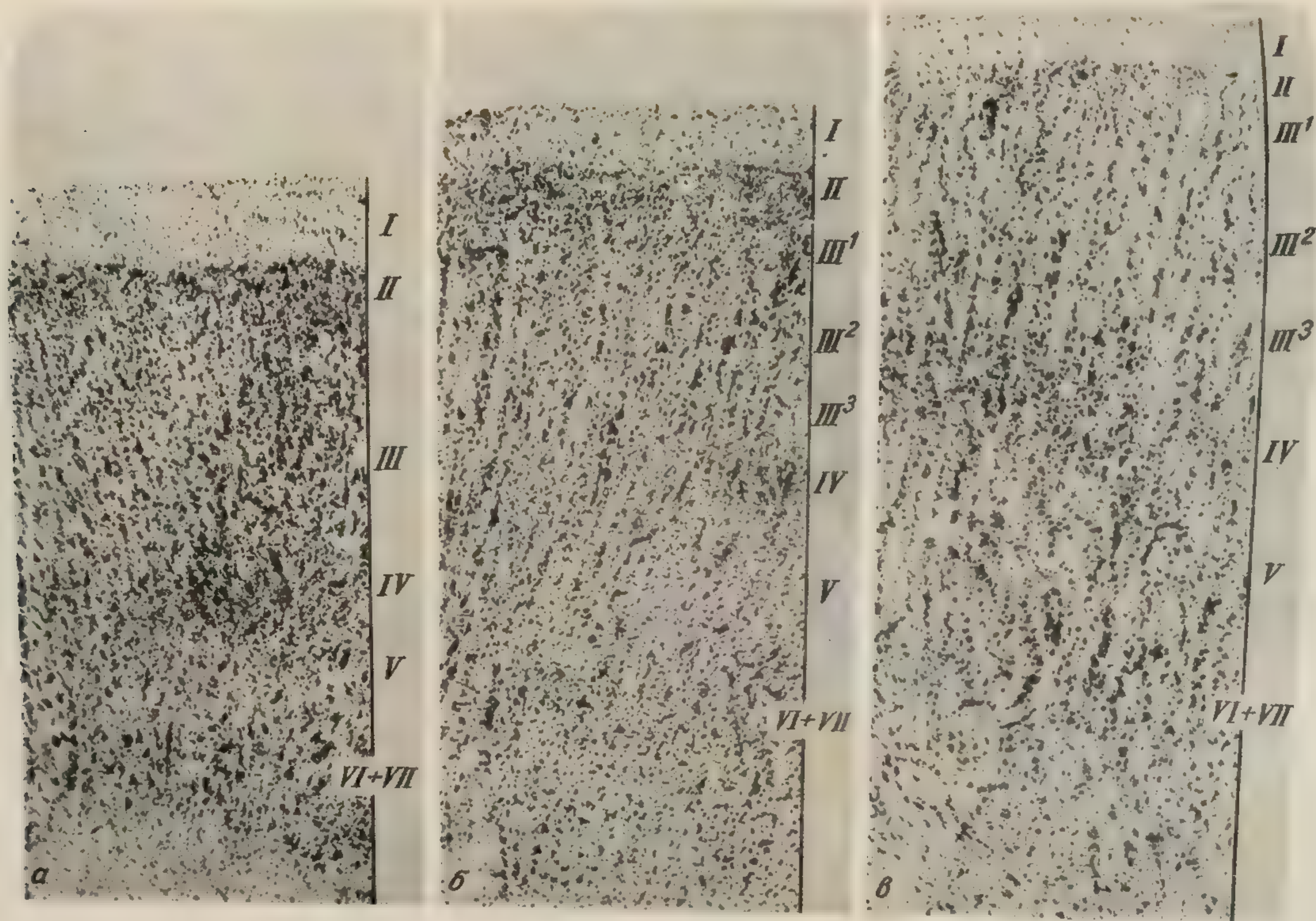


Рис. 78. Поле 5.
■ — 5½ месяцев; б — 1 год; в — 2 года.

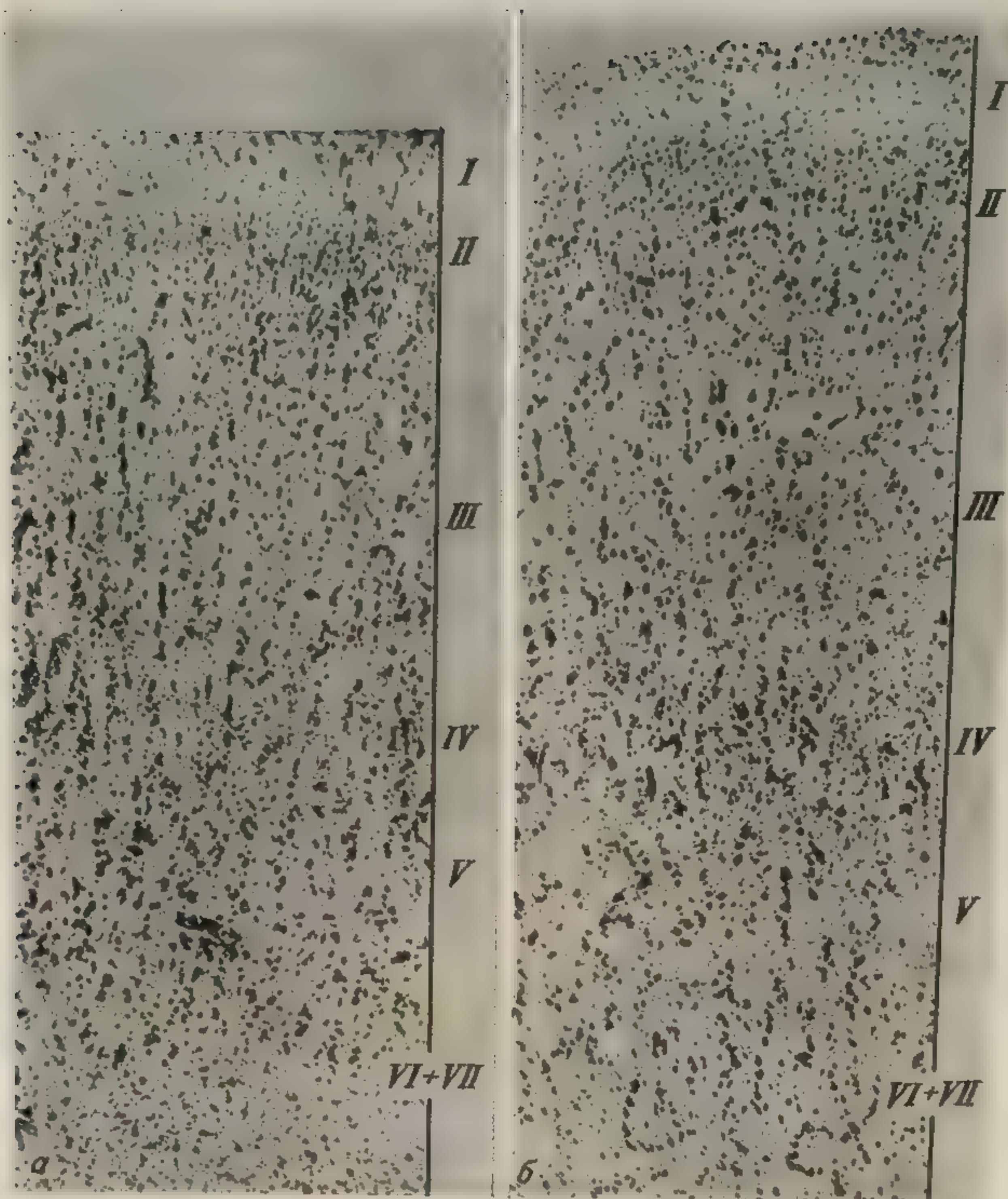


Рис. 79. Поле 5.
а — 4 года; б — 7 лет.

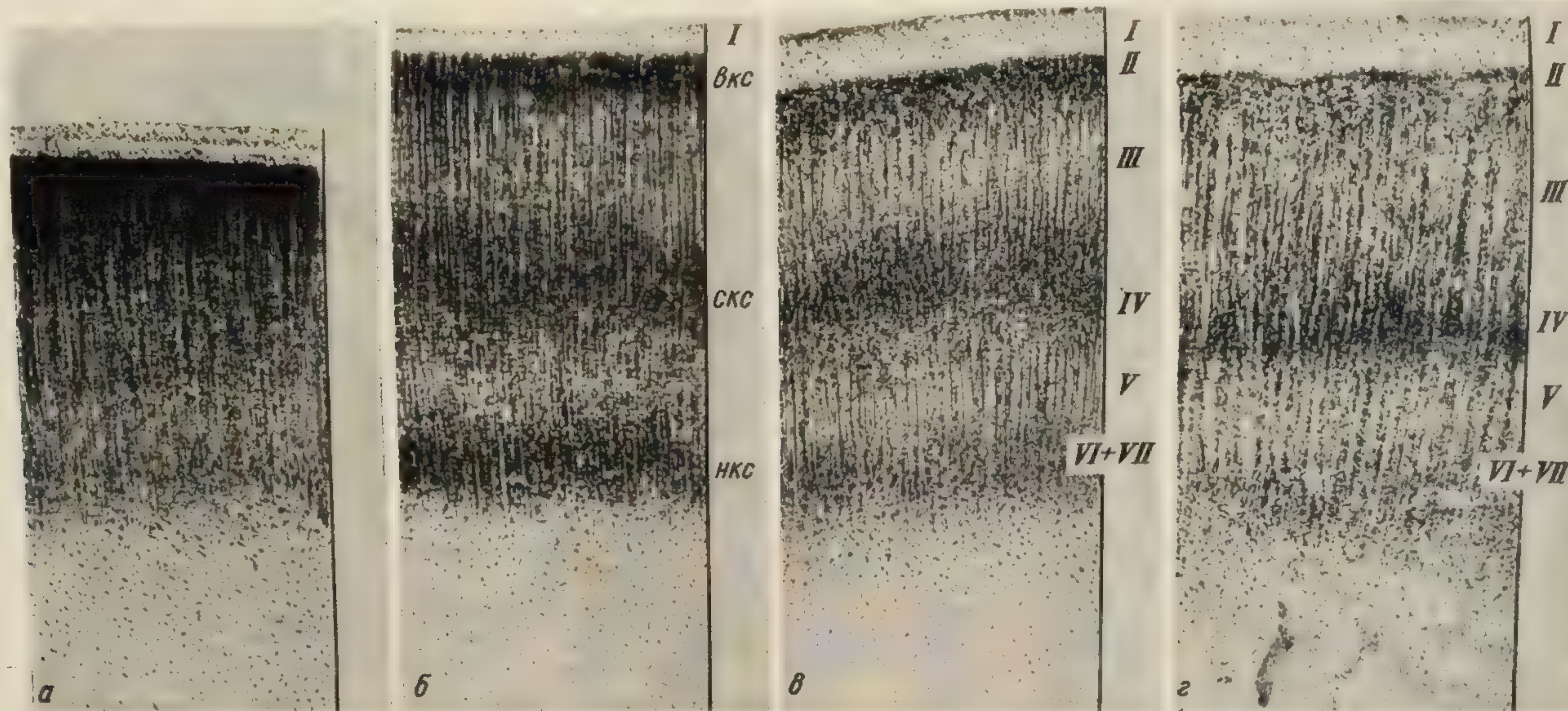


Рис. 80. Развитие поля 7.

а — у плода 5 $\frac{1}{2}$ лунных месяцев; б — 6 лунных месяцев; в — на 8-м лунном месяце; г — у новорожденного. Остальные обозначения те же, что и на рис. 72.

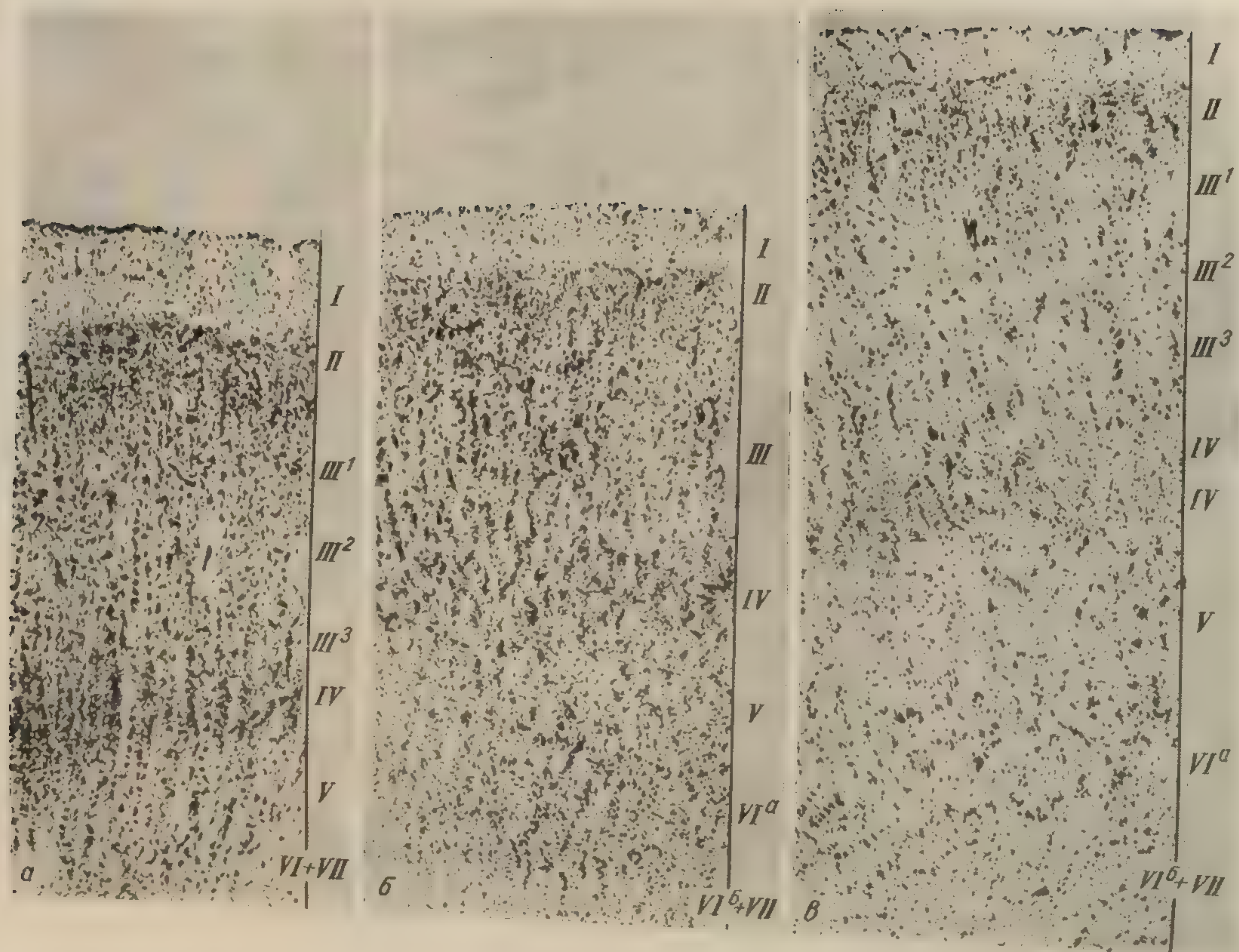


Рис. 81. Поле 7.
 а — 5½ месяцев; б — 1 год; в — 2 года.

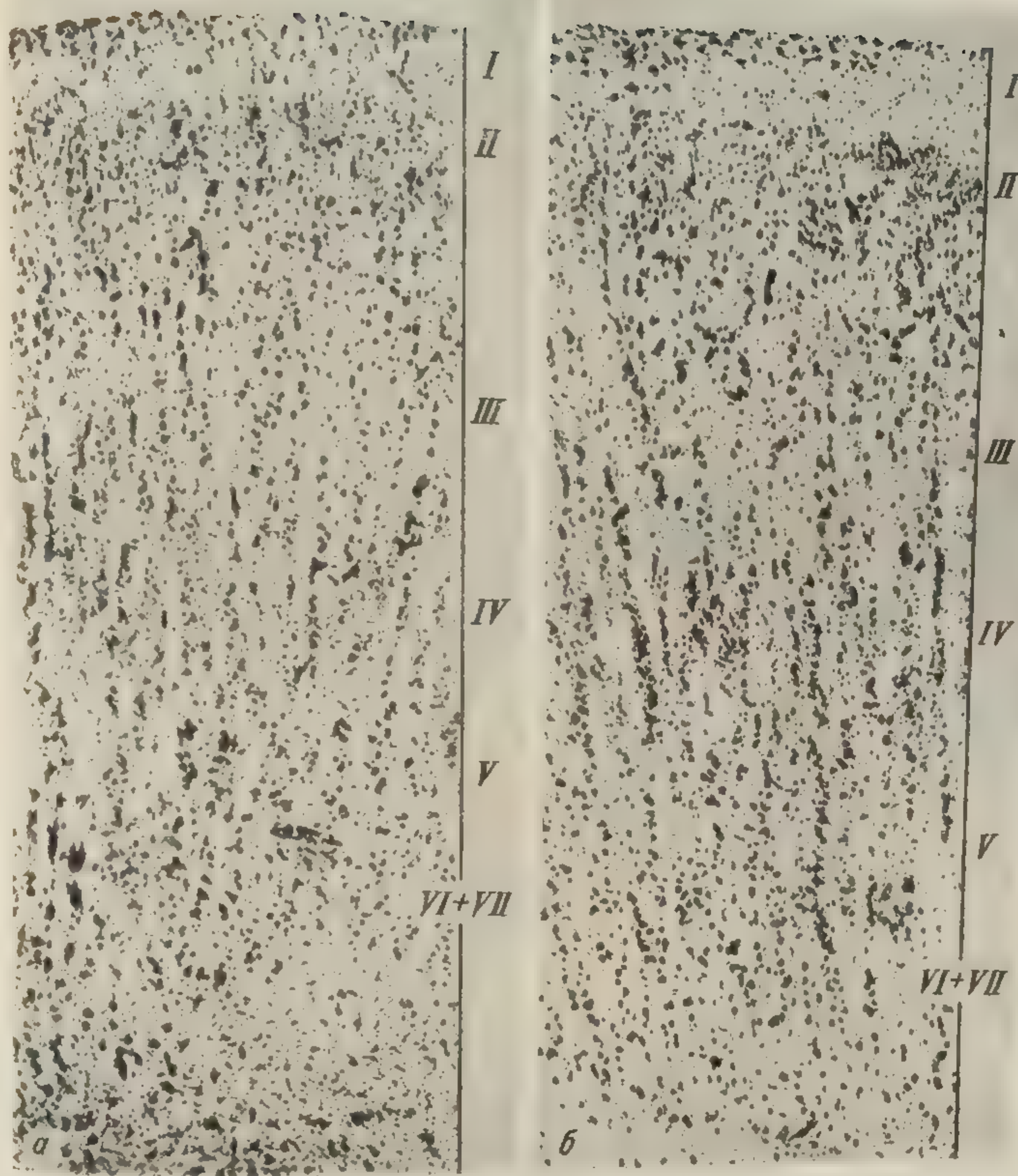


Рис. 82. Поле 7.
а — 4 года; б — 7 лет

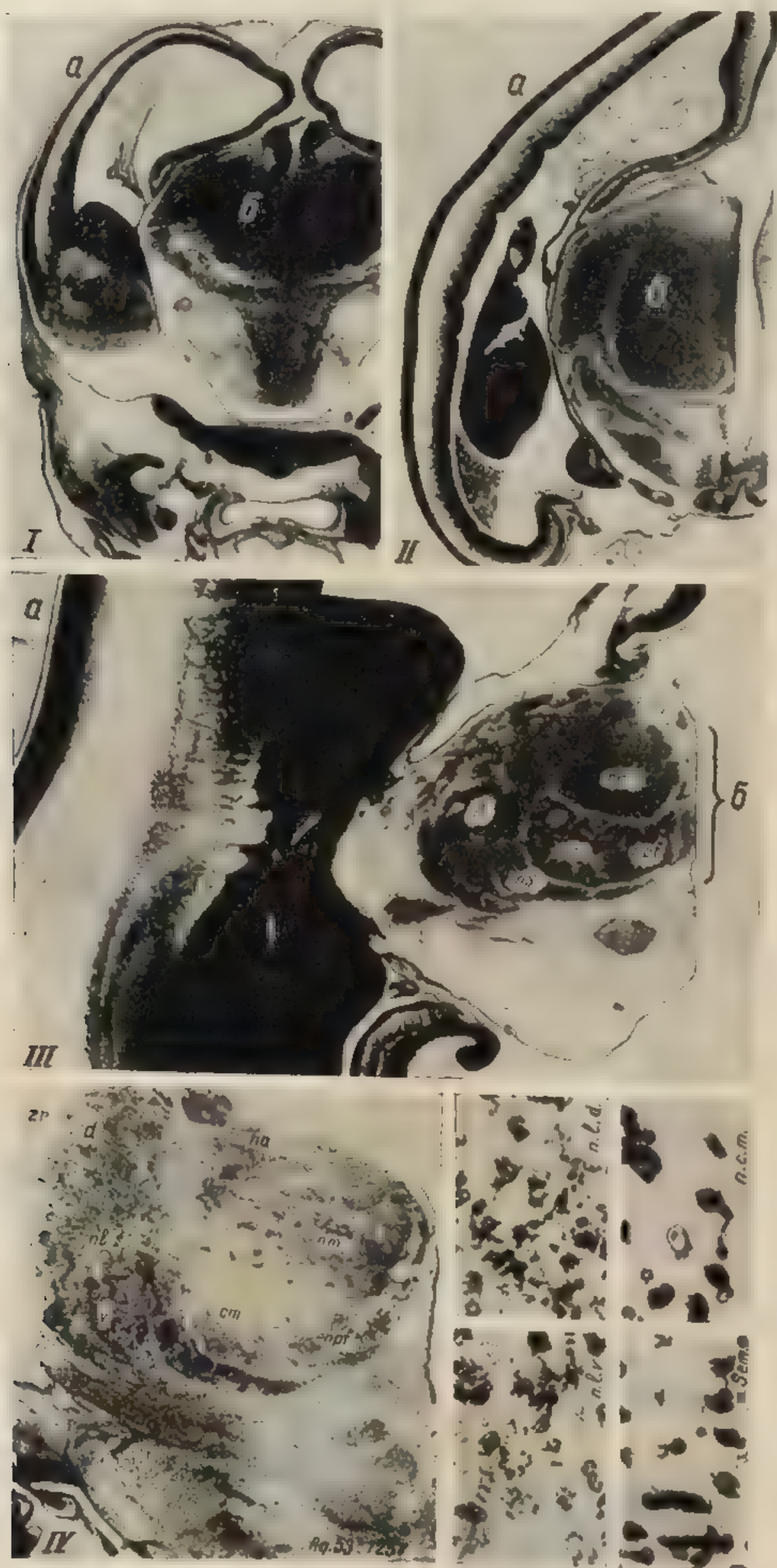


Рис. 83. Развитие зрительного бугра мозга человека. I — на 3-м лунном месяце; II — 3 лунных месяца; III — 4 лунных месяца; IV — 6 лунных месяцев; а — кора; б — зрительный бугор; *nl* — латеральное ядро (*n.l.d.* — его дорсальный отдел); *v* — вентральный отдел латерального ядра (*n.l.v.* — клетки этого отдела); *cm* — медианное ядро (*n.s.m.* — клетки этого ядра); *nS* — полулунное ядро (*n Sem* — клетки этого ядра); *nm* — медиальное ядро; *na* — передне-дорсальное ядро; *prf* — парафасцикулярное ядро; *Zr* — ретикулярная зона.

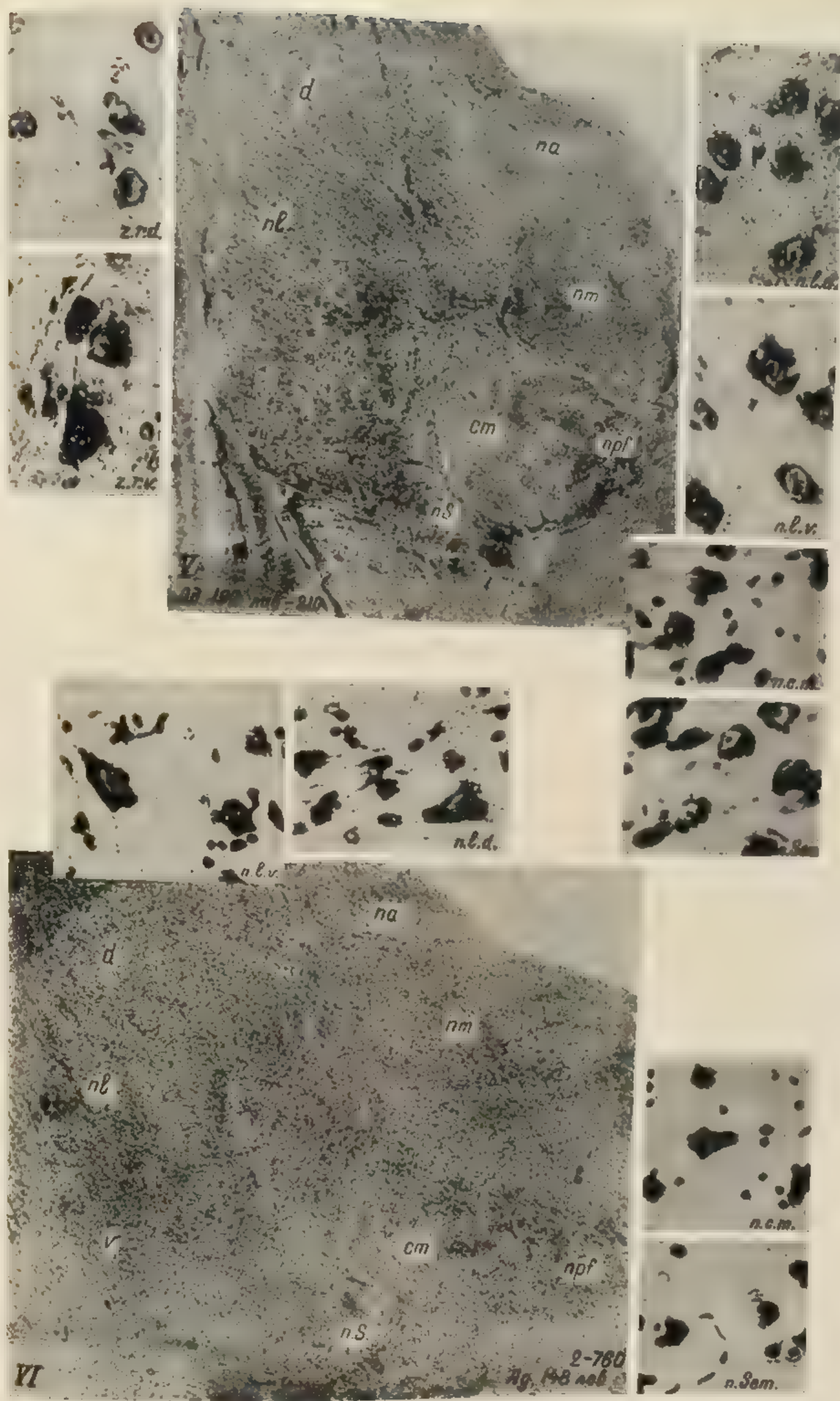


Рис. 84. Зрительный оугор.

V — у новорожденного ребенка; VI — у ребенка 1-го года.
Обозначения те же, что и на рис. 83.

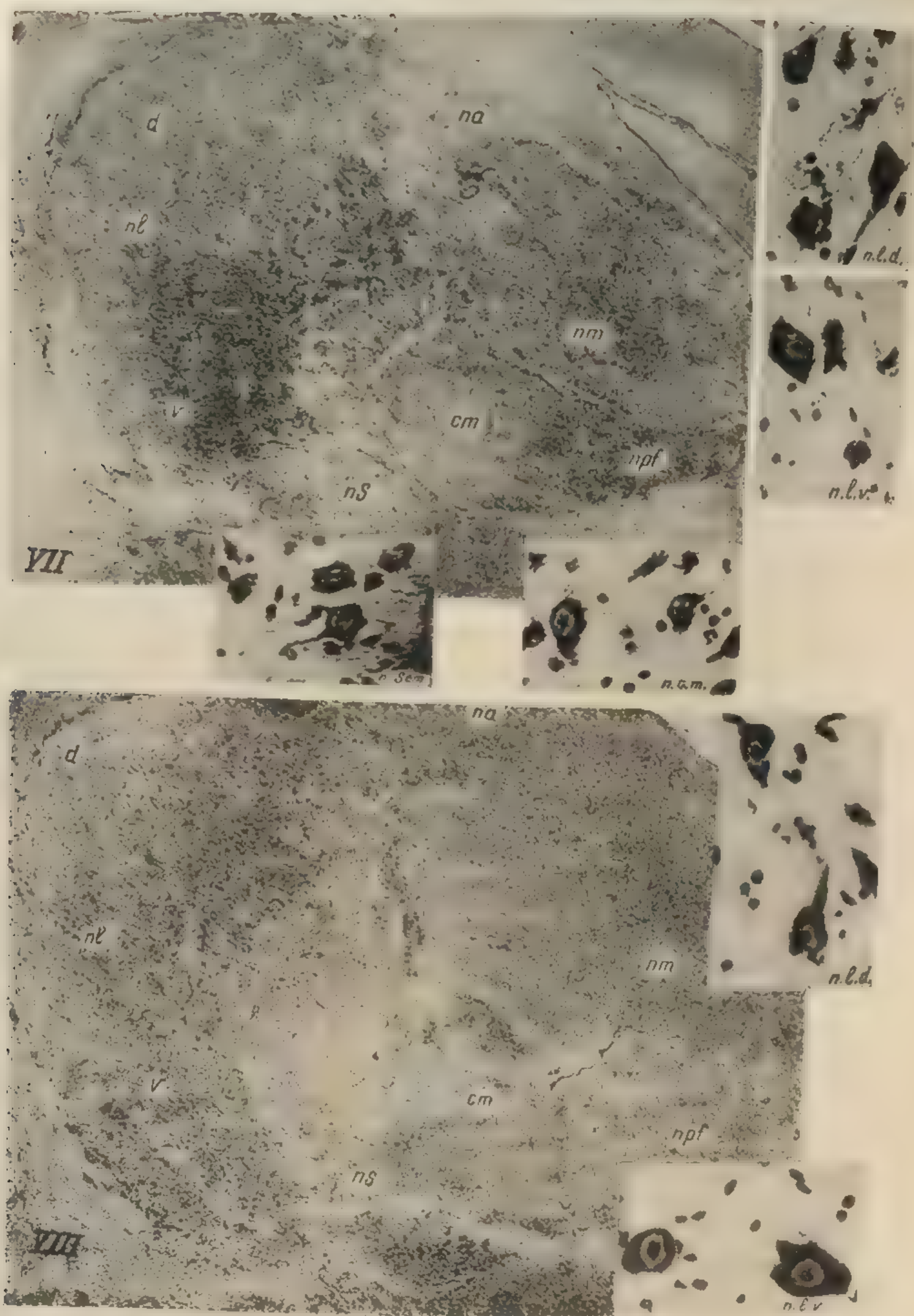


Рис. 85. Зрительный бугор.
 VII — ребенка 2 лет; VIII — 7 лет.
 Обозначения те же, что и на рис. 83.

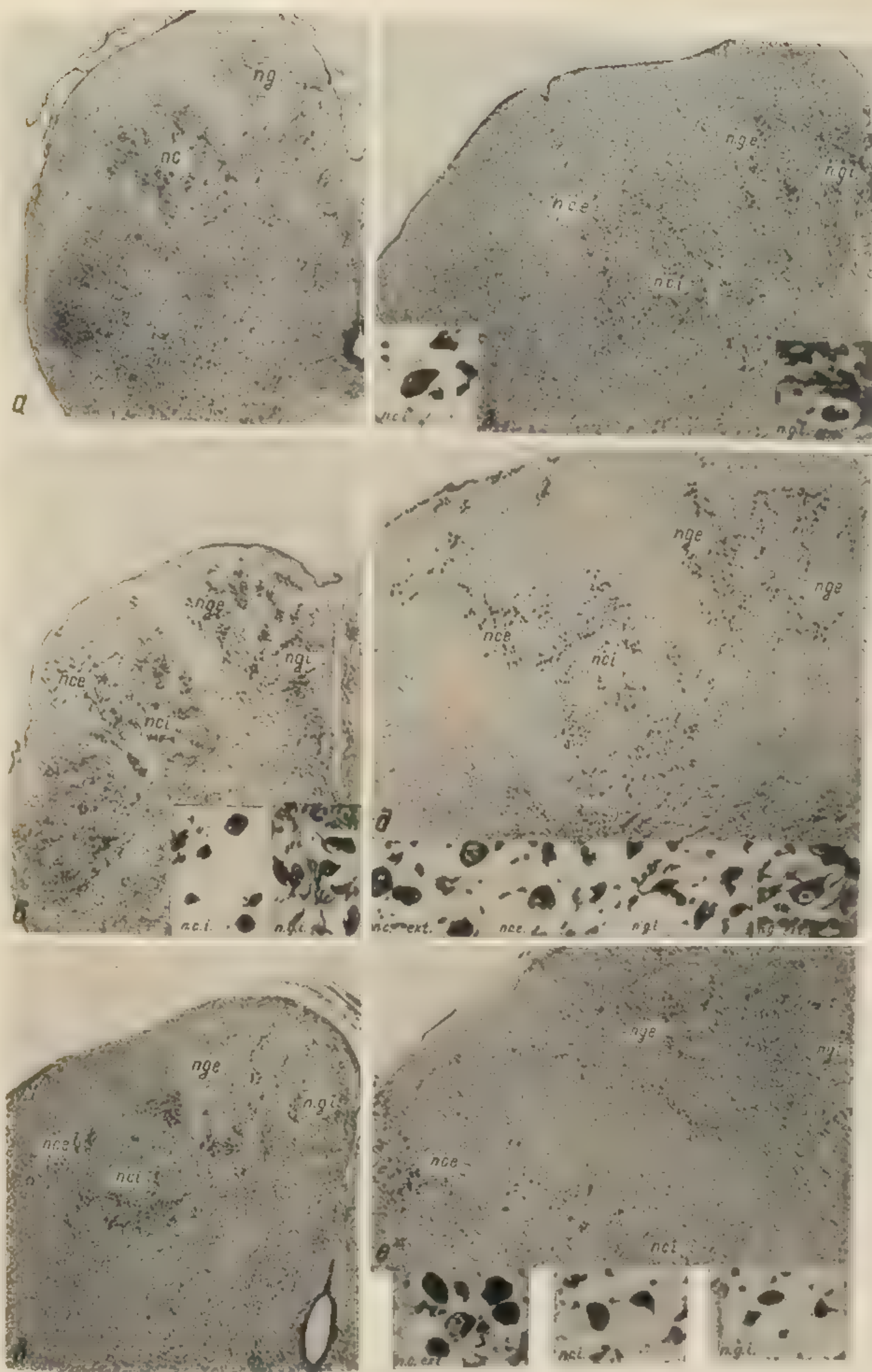


Рис. 86. Развитие нежного и клиновидного ядер продолговатого мозга человека.

а — 4 лунных месяцев; б — 6 лунных месяцев; в — 7 лунных месяцев; г — у новорожденного ребенка; д — у ребенка 5 месяцев; е — 1 года.

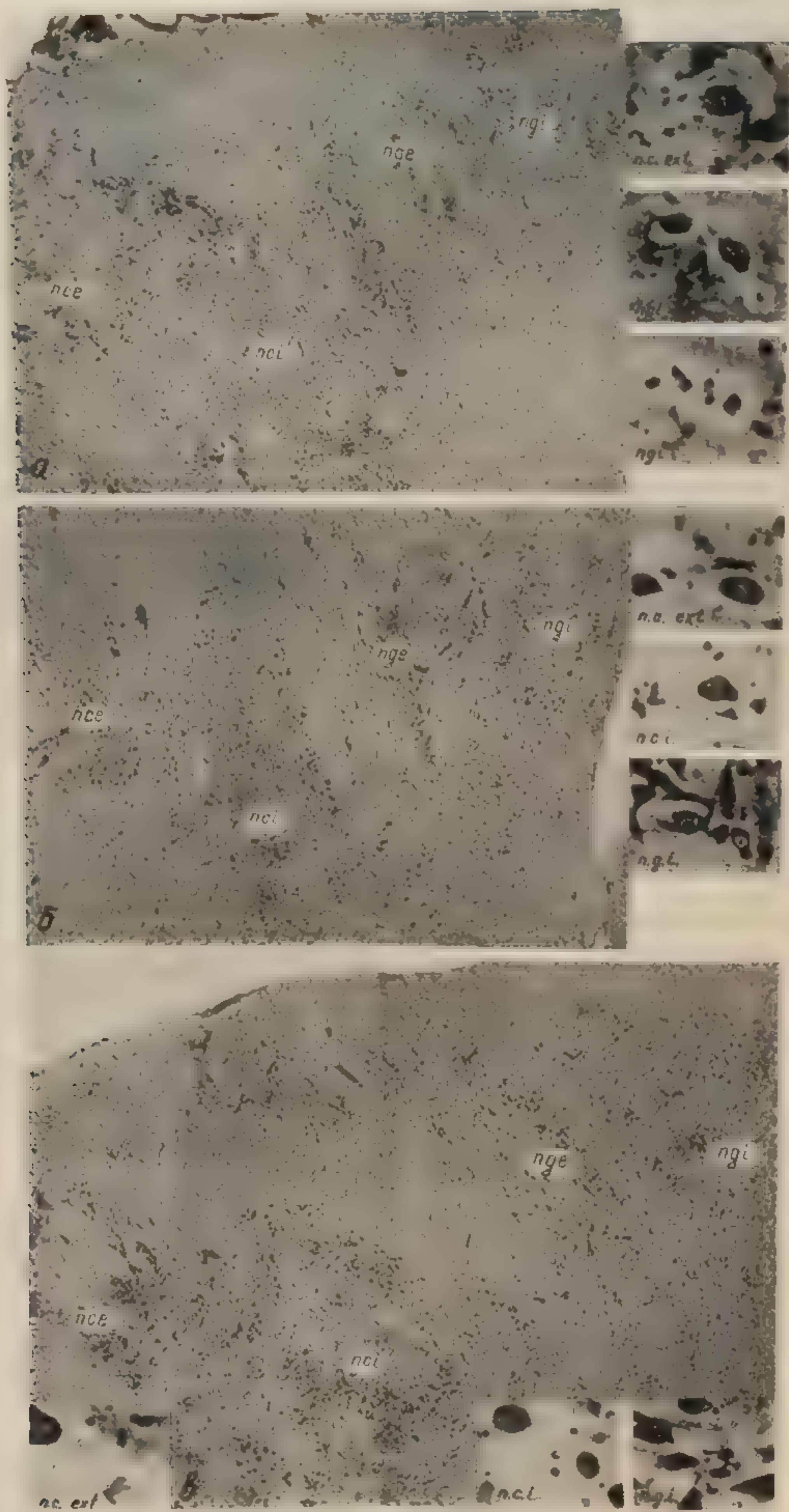


Рис. 87. Нежное и клино-
видное ядро.
а — у ребенка 2 лет; б —
6 лет; в — у взрослого че-
ловека.

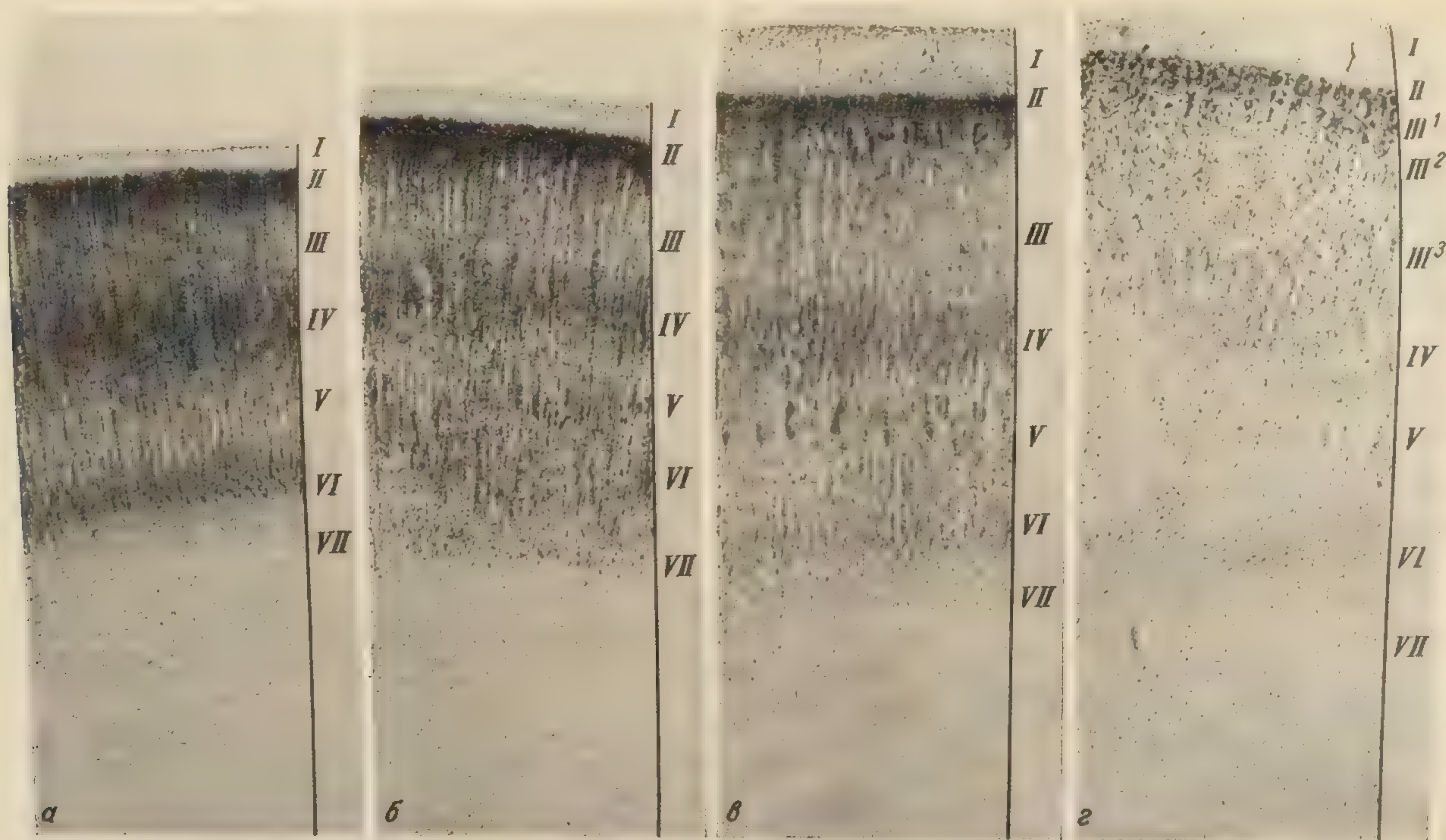


Рис. 88. Поле 4 у плода человека.
 а — 5½ лунных месяцев; б — 6 лунных месяцев; в — 7½ лунных месяцев; г — у новорожденного.

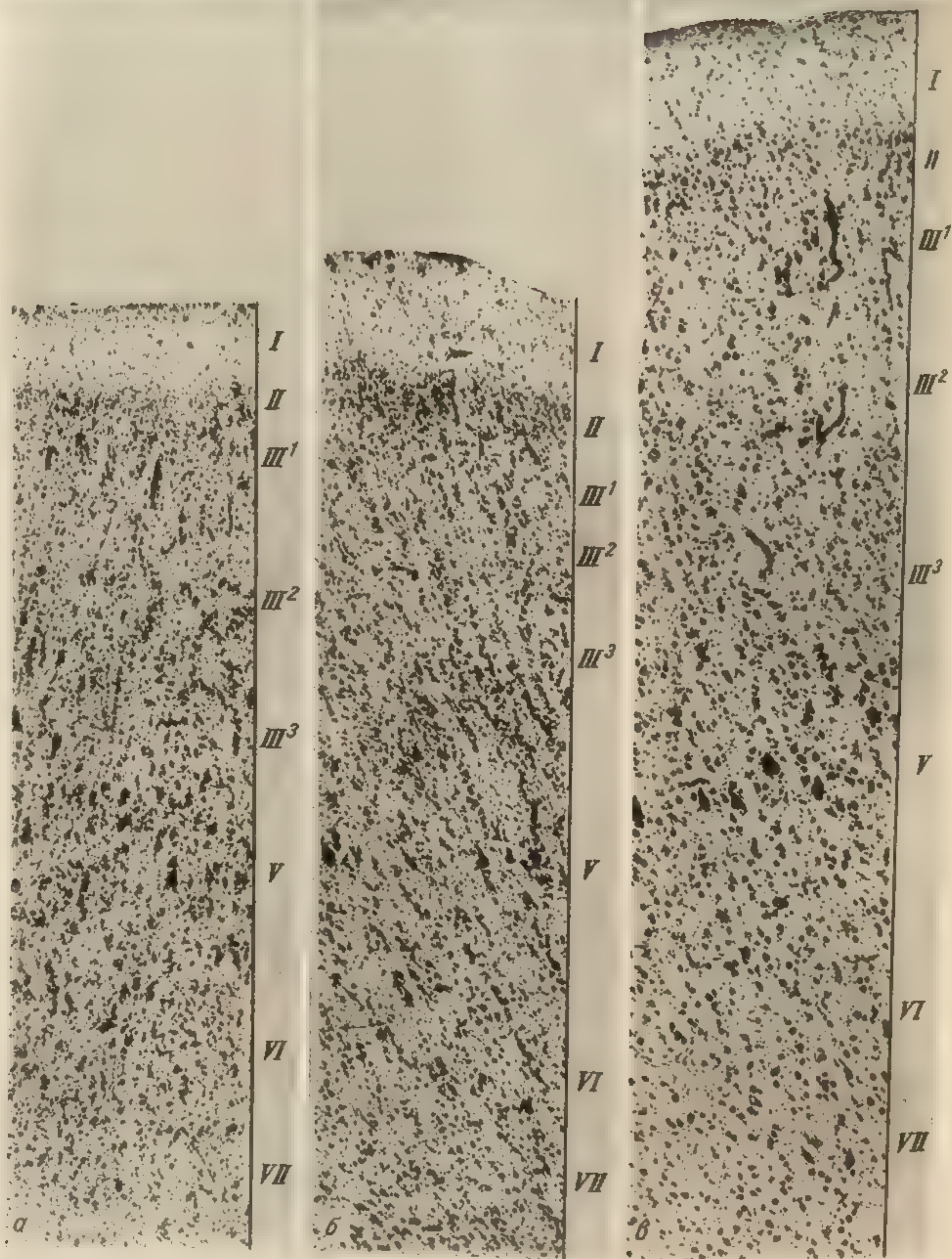


Рис. 89. Поле 4 у ребенка.
а — 1 года; *б* — 4 лет; *в* — 7 лет.

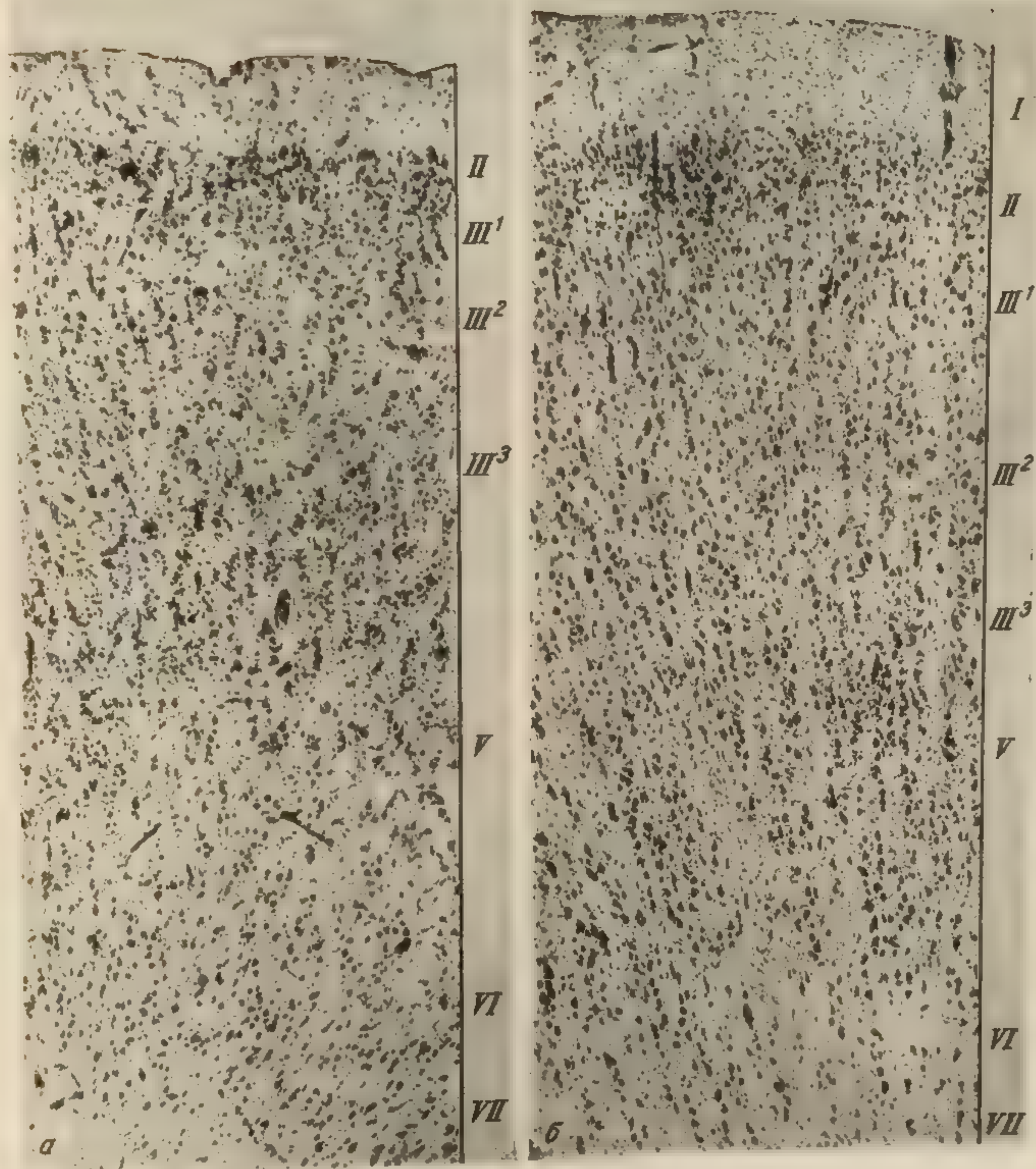


Рис. 90. Поле 6 у ребенка 7 лет.
 а — подполе 6р; б — подполе 6а.

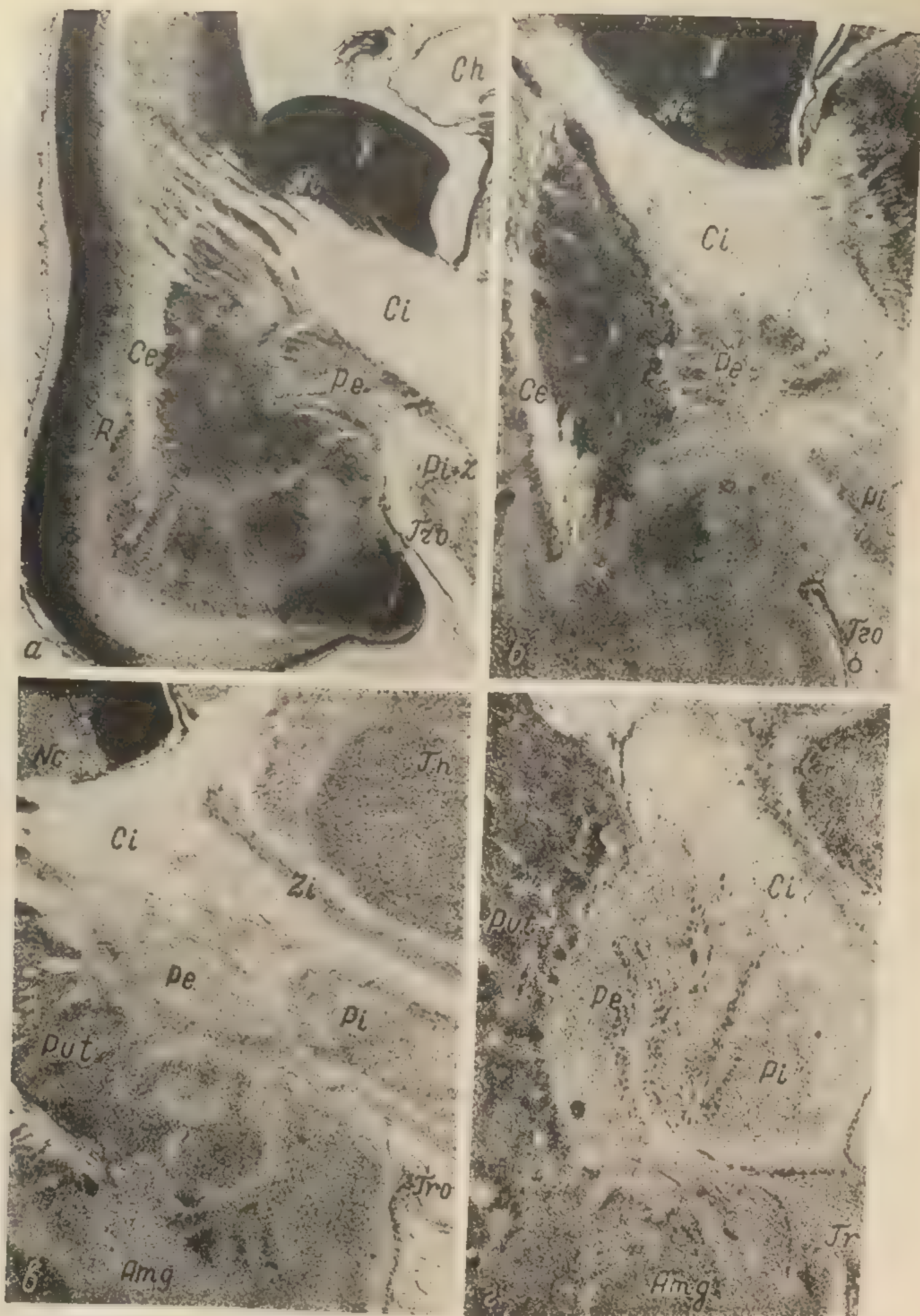


Рис. 91. Подкорковые узлы мозга плода человека.
 а — около 3 лунных месяцев; б — 3 лунных месяцев; в — на 4-м лунном месяце; г — около 4 лунных месяцев.
 Объяснения см. в тексте.

Рис. 92. Подкорковые узлы мозга
плода человека около 4 лунных
месяцев.

Объяснения см. в тексте.

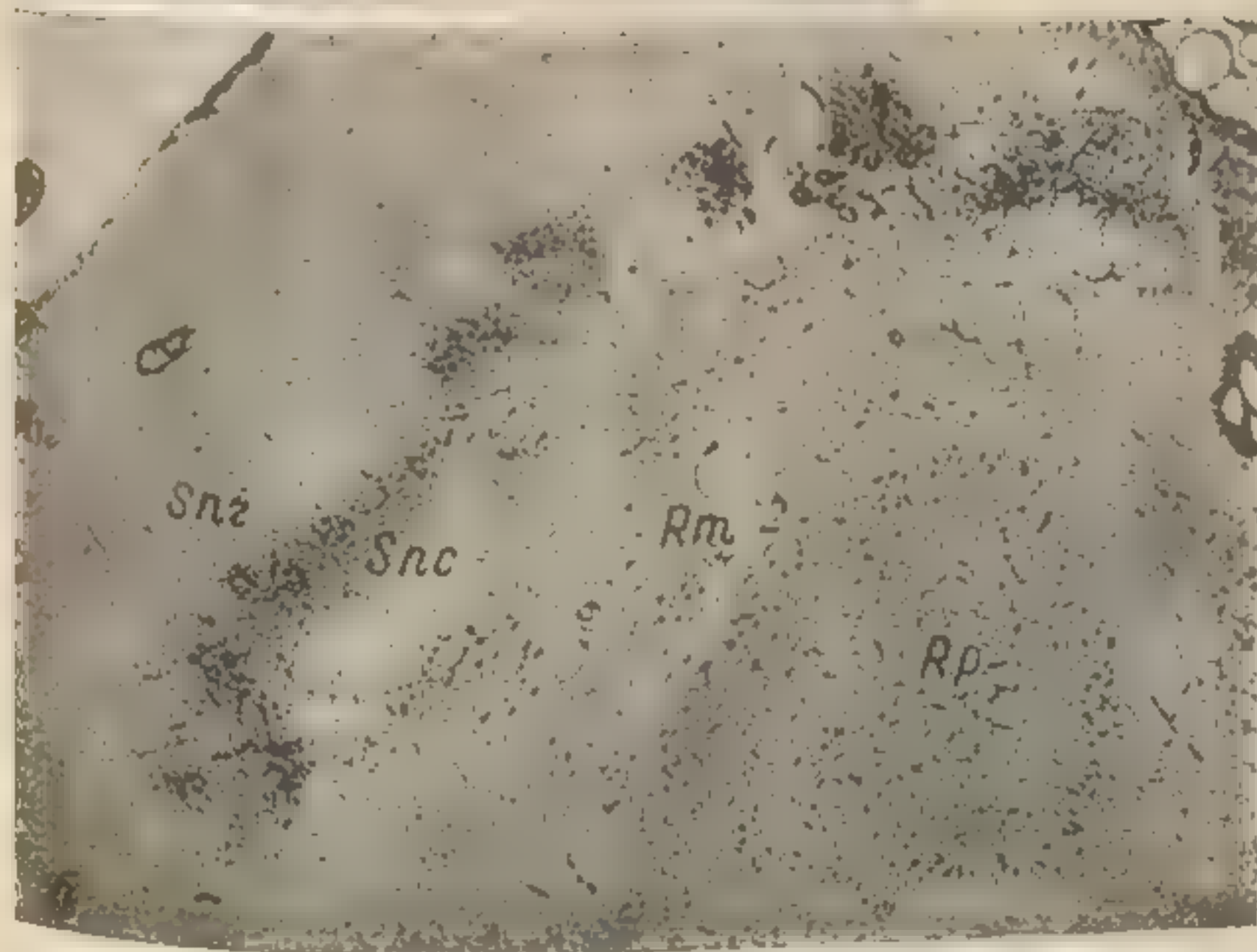
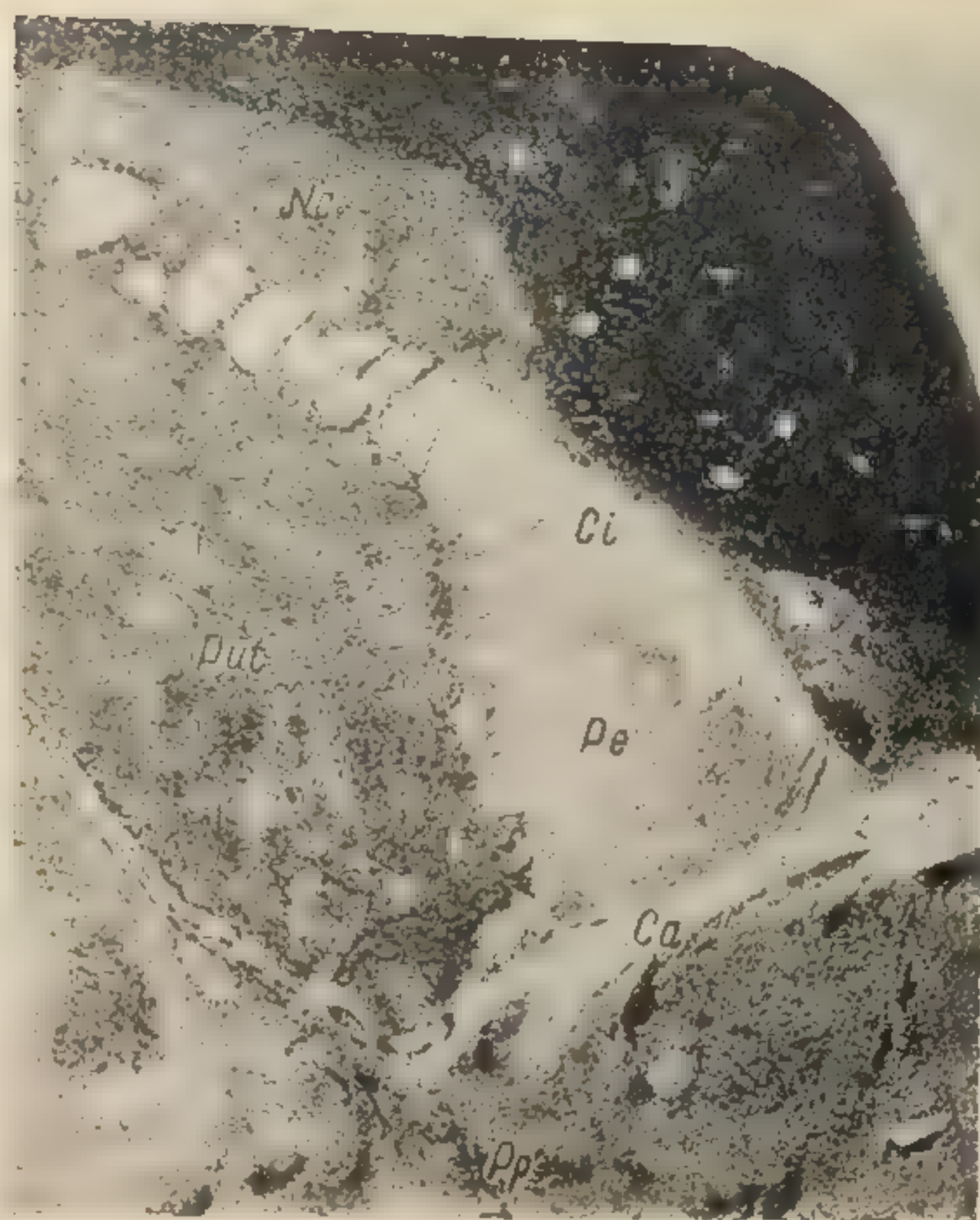


Рис. 93.

■ — закладка внутреннего членика
бледного шара и люисова тела у
плода человека 3 лунных месяцев;
б — закладка красного ядра и чер-
ной субстанции у плода человека
5½ лунных месяцев. Объяснения
см. в тексте.

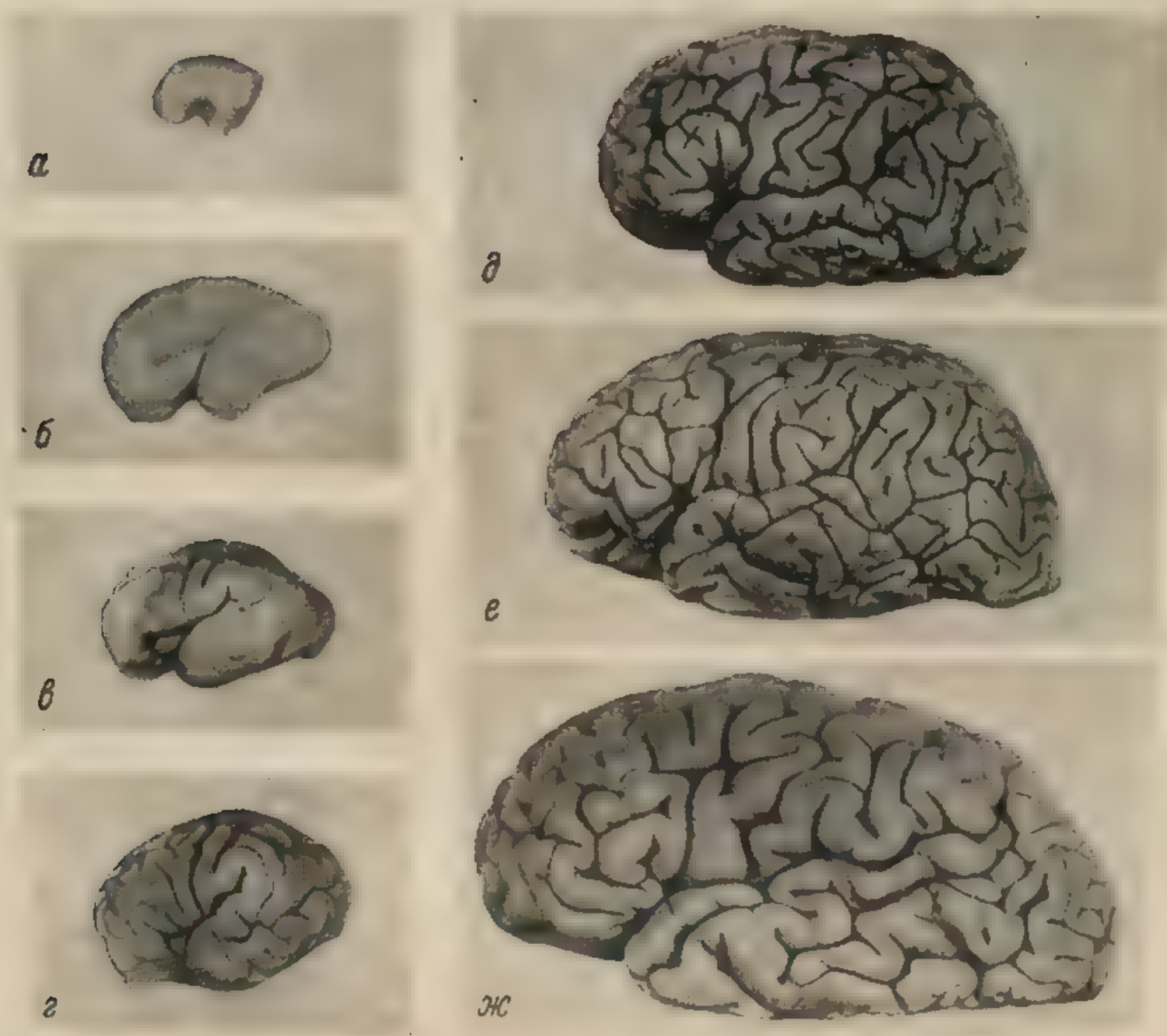


Рис. 94. Развитие мозга человека.
a — 3 лунных месяца; *б* — 5 лунных месяцев; *в* — 6 лунных месяцев; *г* — 8 лунных месяцев; *д* — новорожденный; *е* — 4 года; *ж* — взрослый.

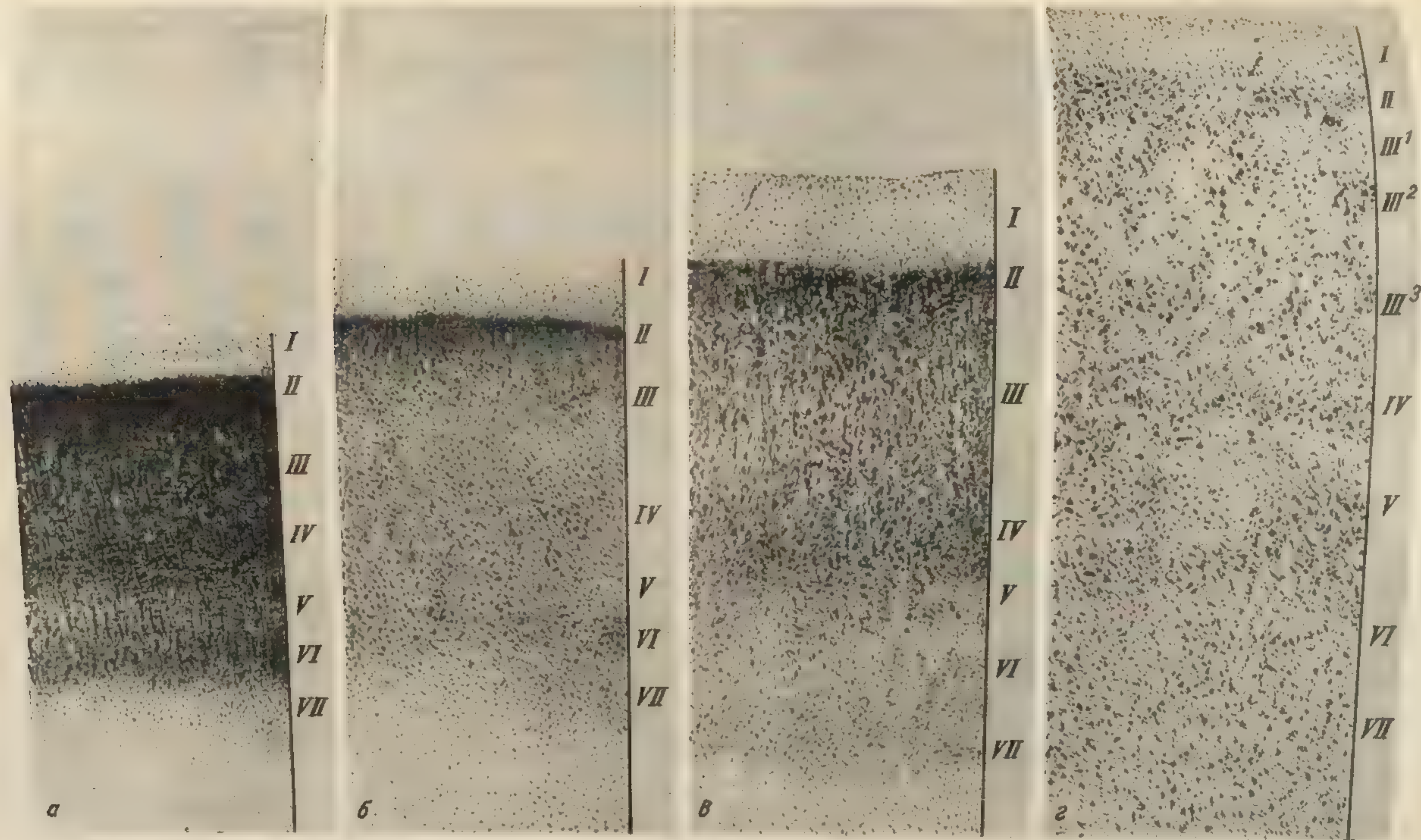


Рис. 95. Развитие поля 8.

а — 6 лунных месяцев; б — 8 лунных месяцев; в — новорожденный; г — 1 год.

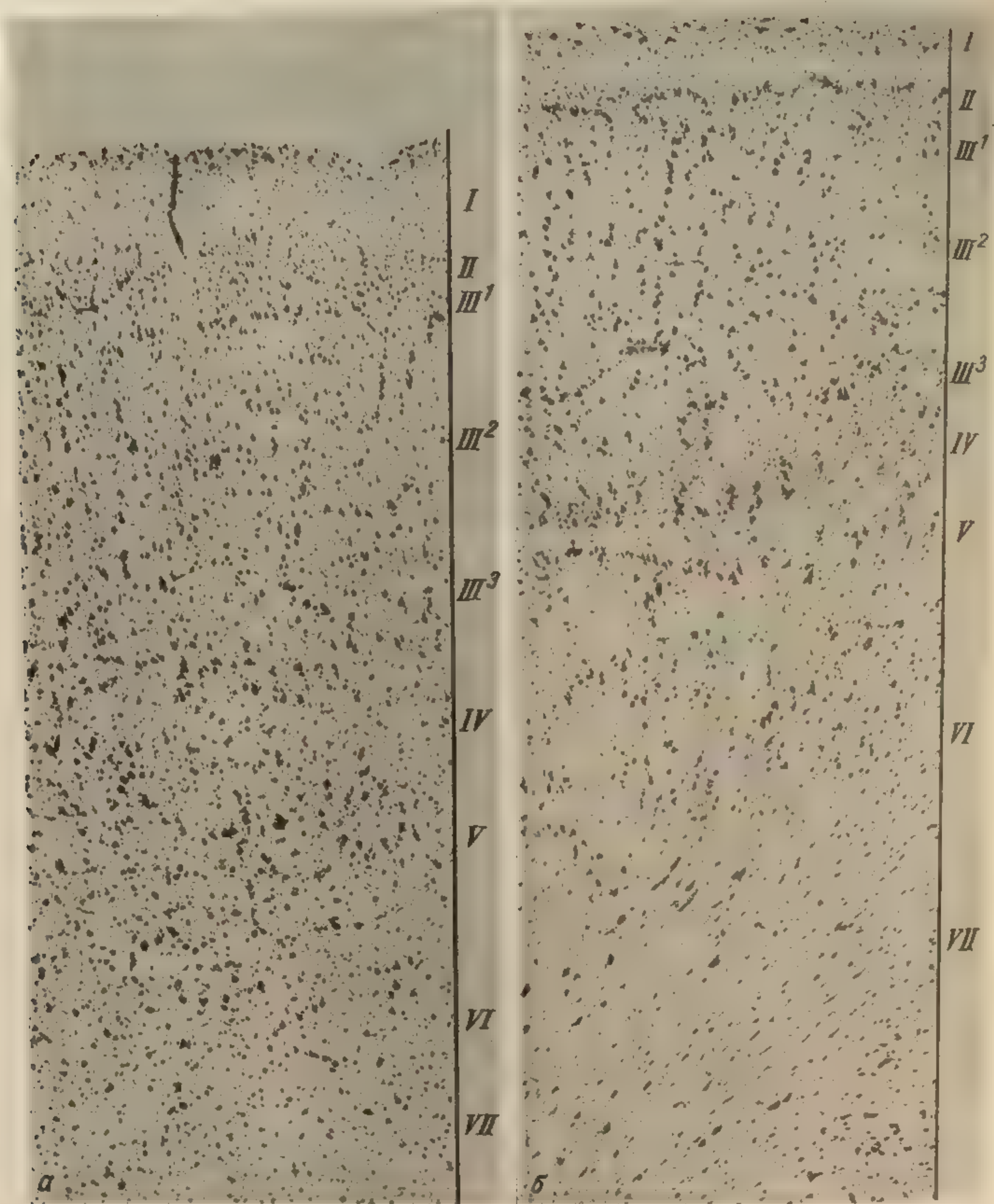


Рис. 96. Развитие полей 8 и 9.
а — поле 8 — 7 лет; б — поле 9 — 7 лет.

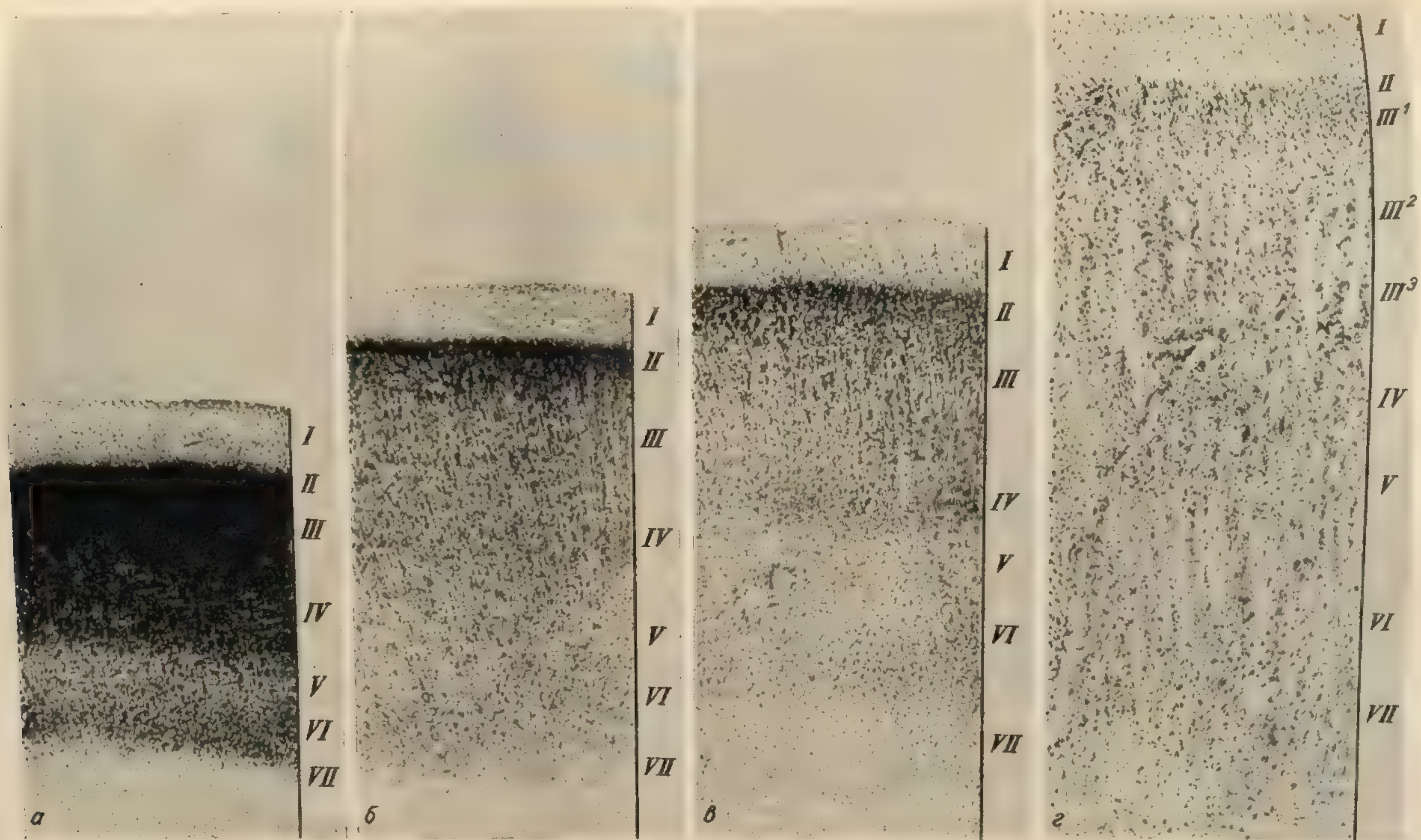


Рис. 97. Развитие поля 9.
а — 6 лунных месяцев; б — 8 лунных месяцев; в — новорожденный; г — один год.

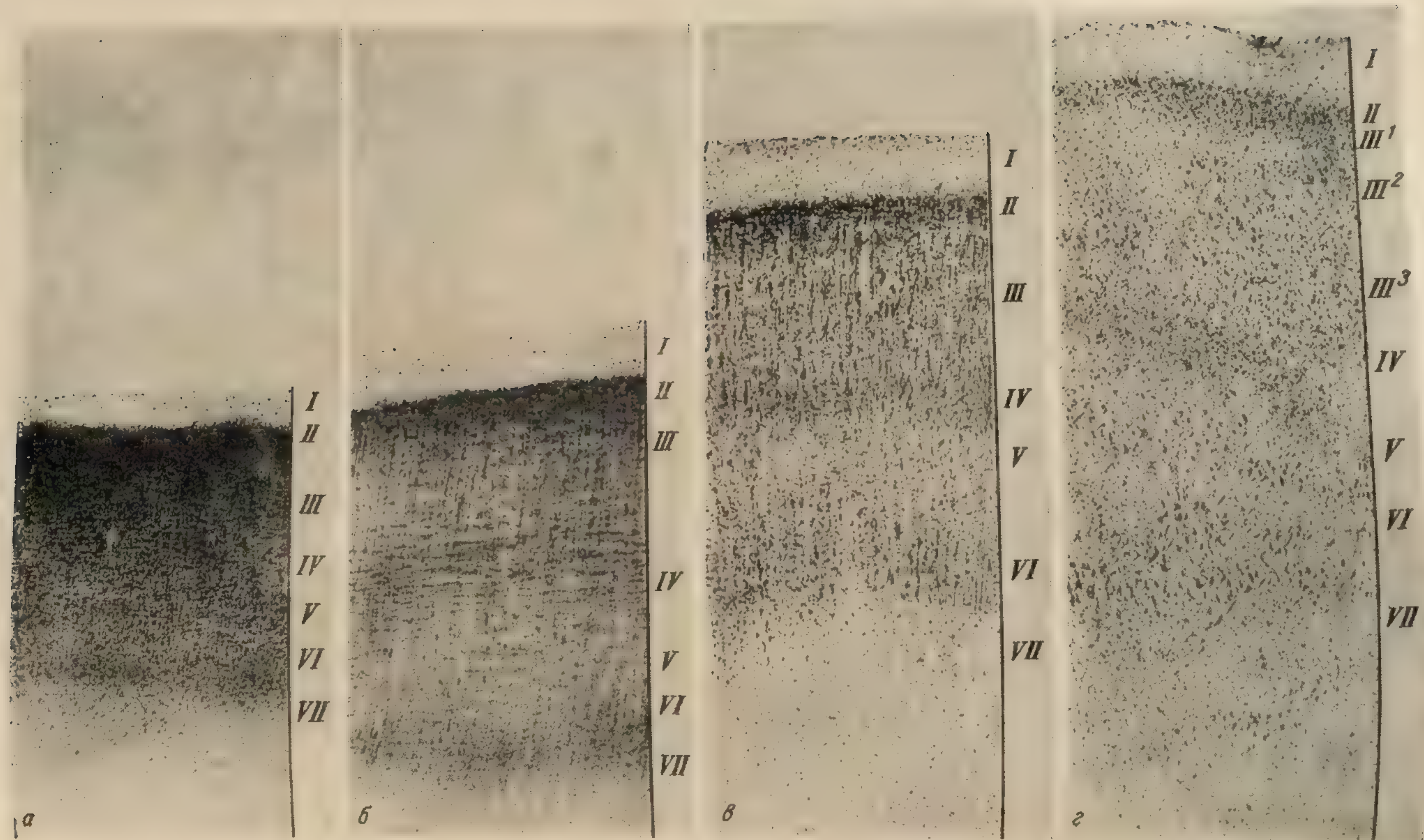


Рис. 98. Развитие поля 10.

■ — 6 лунных месяцев; б — 8 лунных месяцев; ■ — новорожденный; г — 14 дней после рождения.

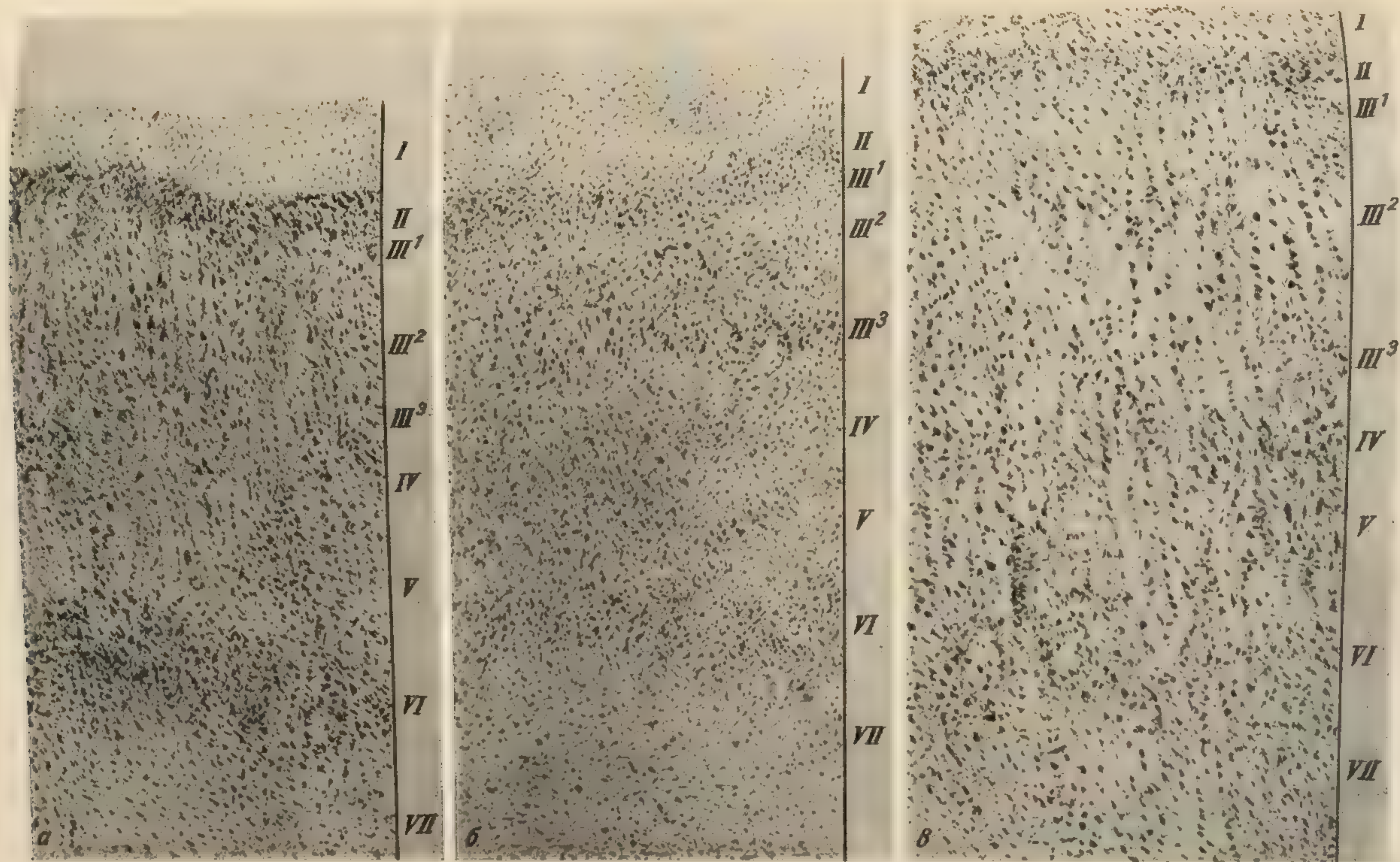


Рис. 99. Развитие поля 10.
 а — 1 год; б — 2 года; в — 7 лет.

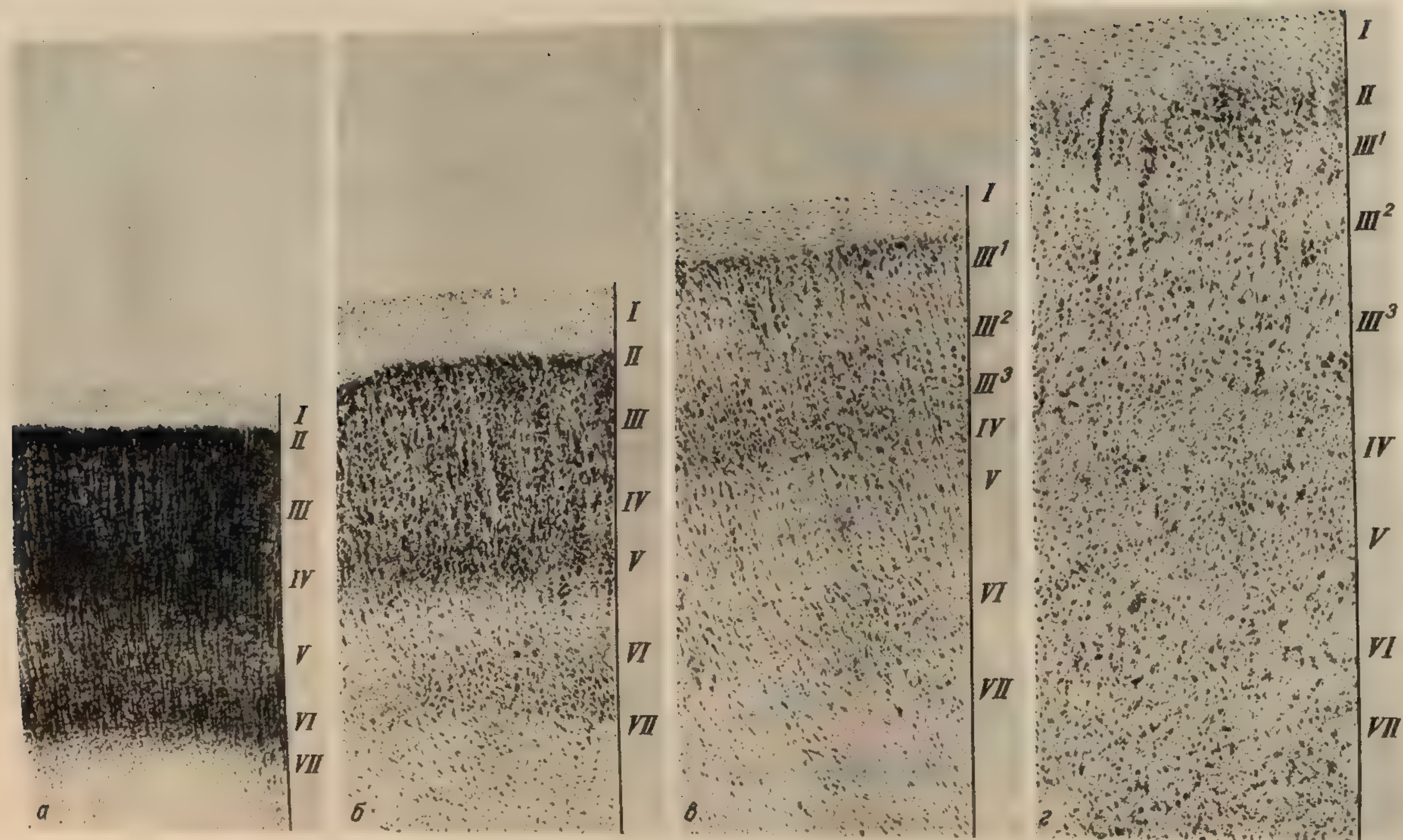


Рис. 100. Развитие поля 44.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; ■ — 14 дней после рождения; г — 1 год.

а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 14 дней после рождения; г — 1 год.

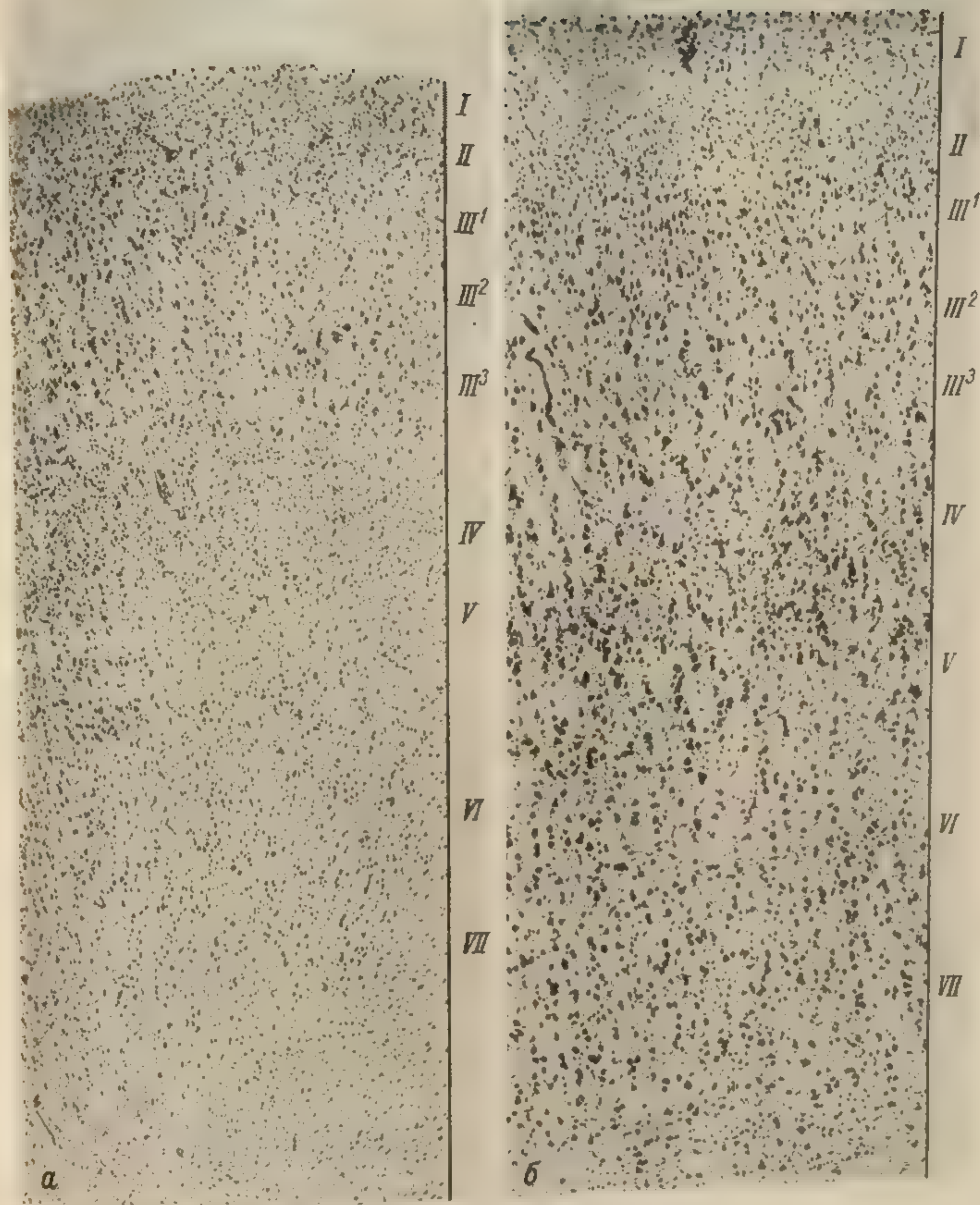


Рис. 101. Развитие поля 44.
а — 2 года после рождения; б — 7 лет.

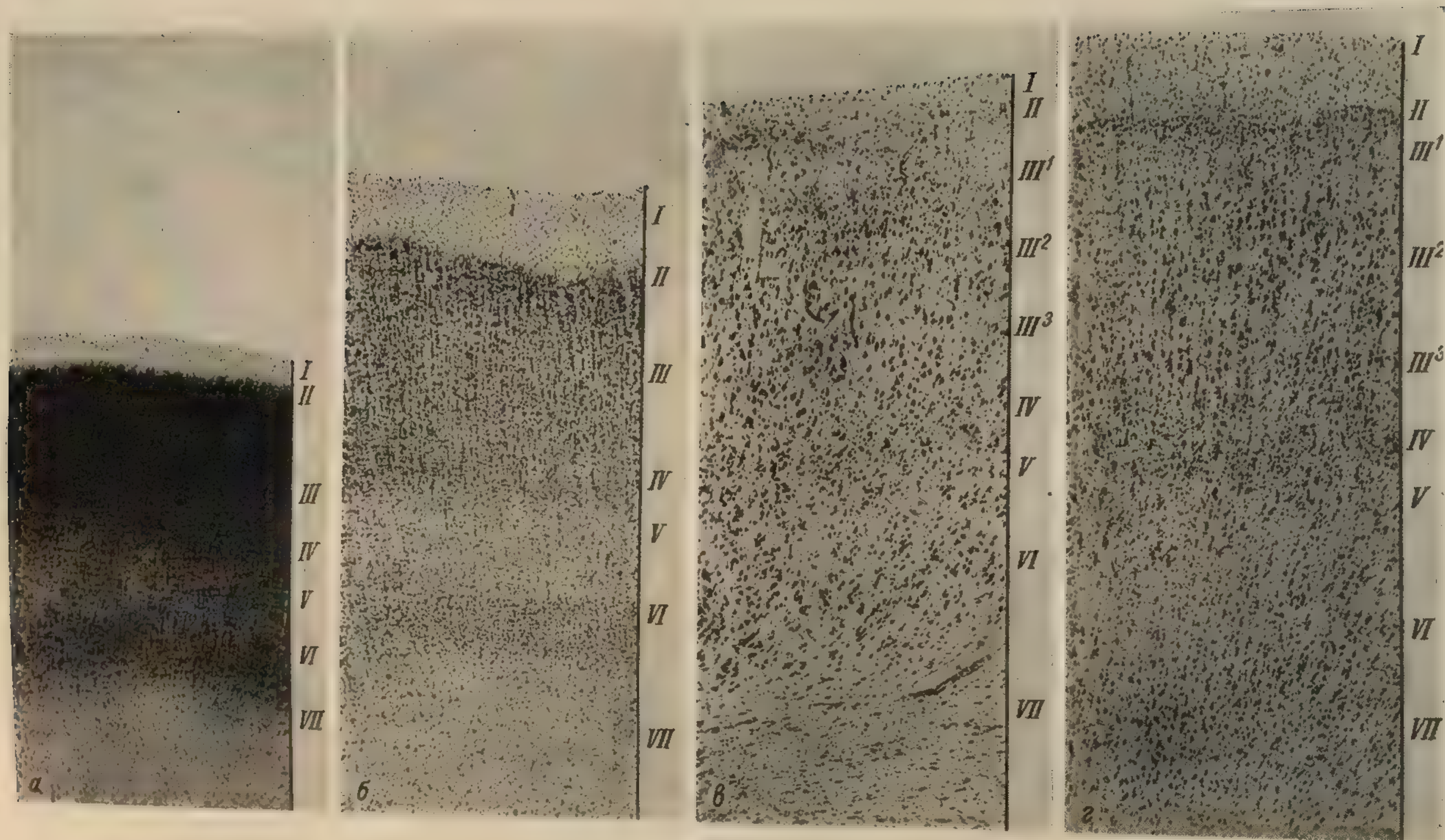


Рис. 102. Развитие поля 45.
 а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 14 дней после рождения; г — 1 год.

а - 6 летних месяцев; б - новорожденный; в - 14 дней после рождения; г - 1 год.

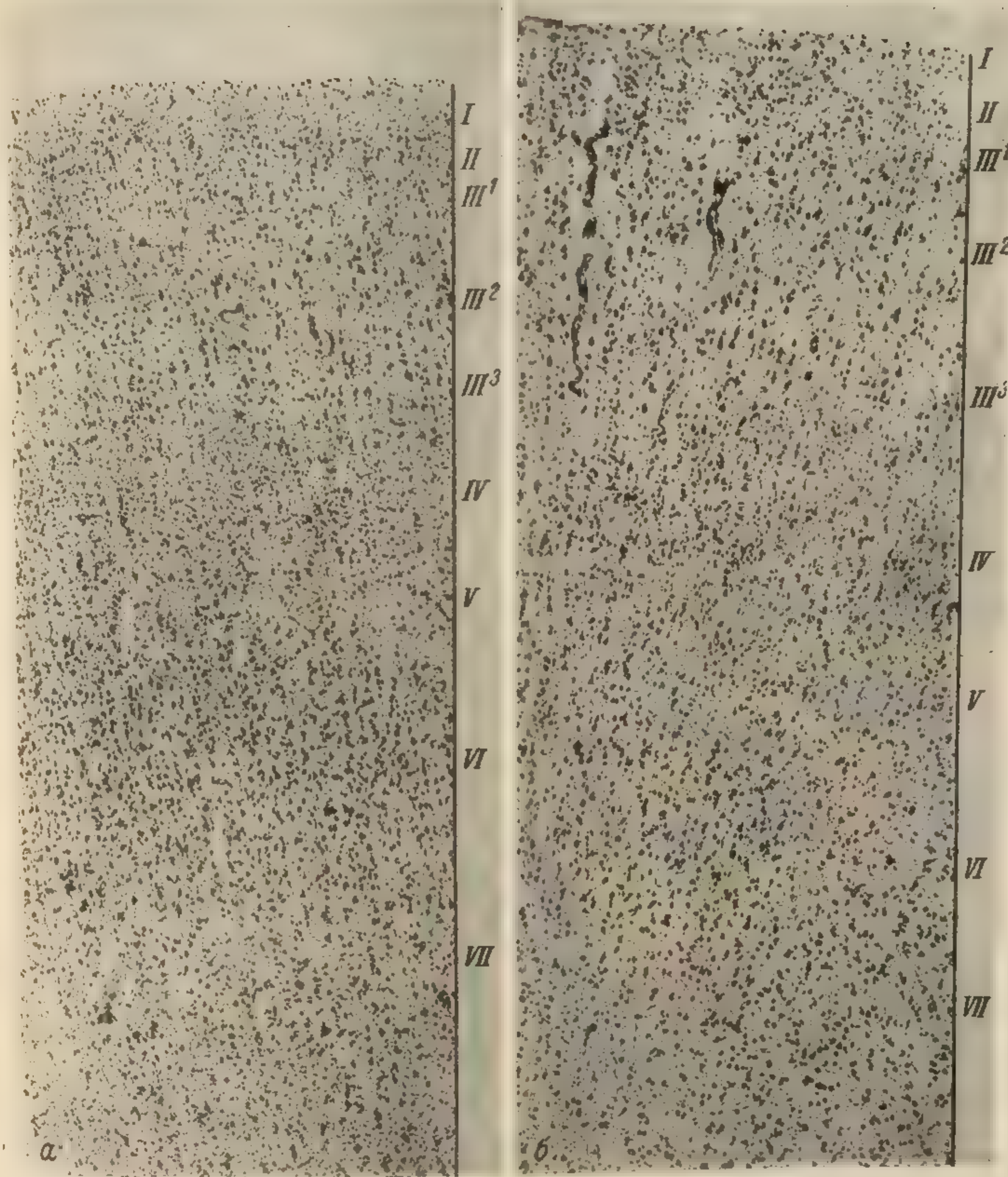


Рис. 103. Развитие поля 45.
а - 2 года; б - 7 лет.

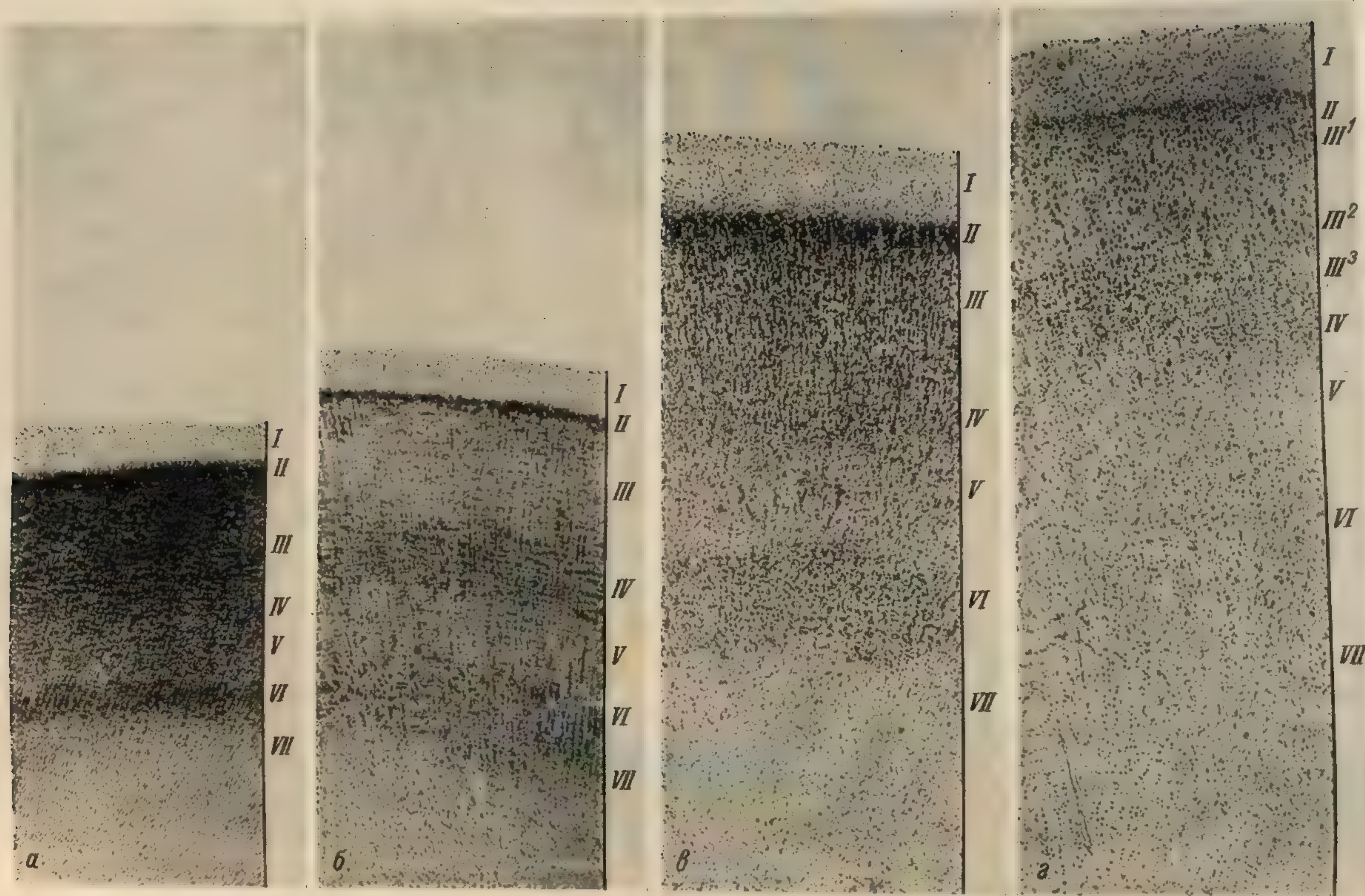


Рис. 104. Развитие поля 46.

а — 6 лунных месяцев; б — 8 лунных месяцев; в — новорожденный; г — 14 дней после рождения.

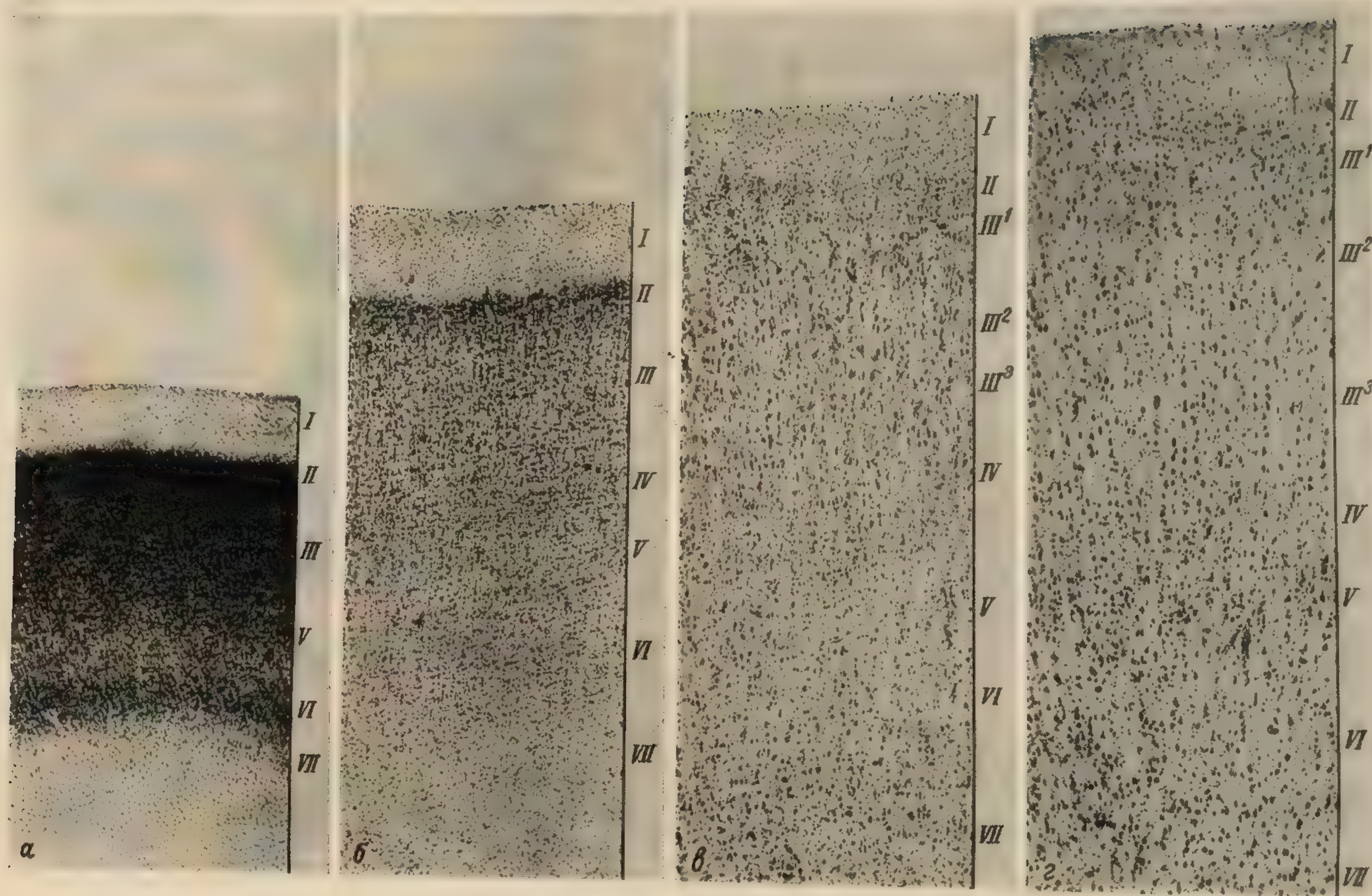


Рис. 106. Развитие поля 47.
а — 6 лунных месяцев; б — новорожденный; в — 1 год; г — 7 лет.

М. И.
300/

поле 45

поле 46

поле 47

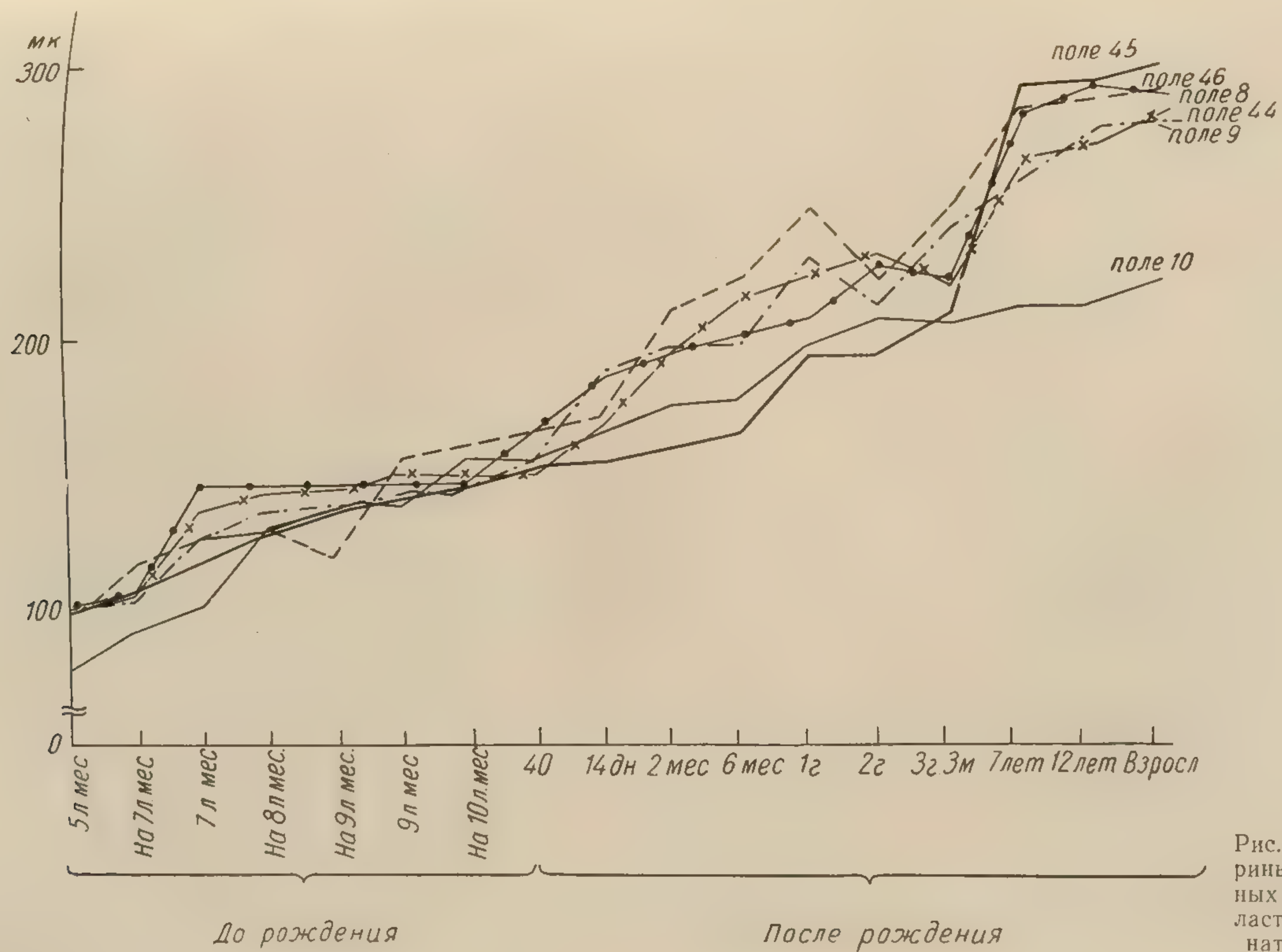


Рис. 107. Развитие ширины коры в различных полях лобной области в пре- и постнатальном периоде.

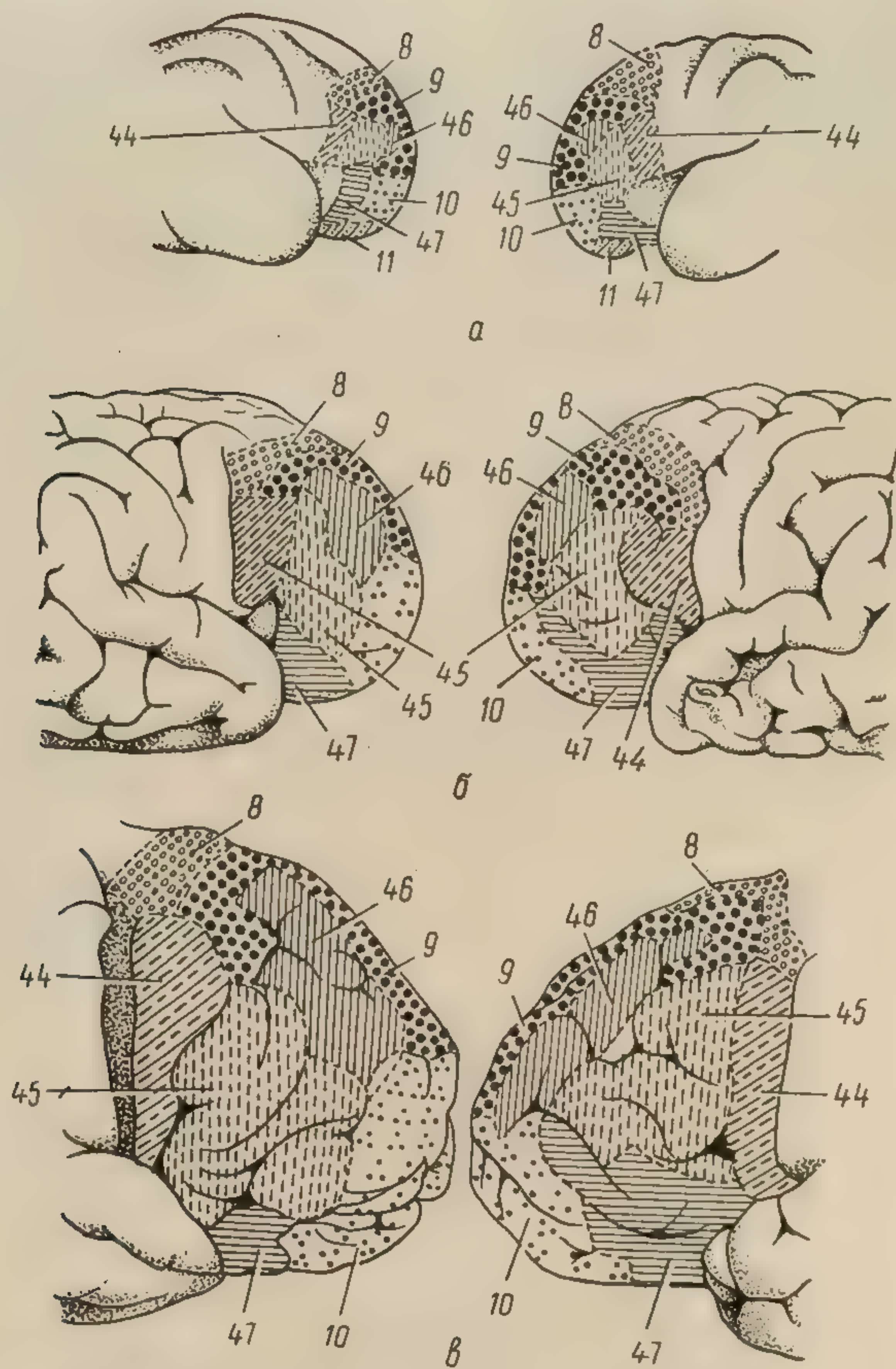


Рис. 108. Расположение полей лобной области на наружной поверхности обоих полушарий в процессе пре- и постнатального развития.

а — на 7-м лунном месяце; б — новорожденный; в — 7 лет.

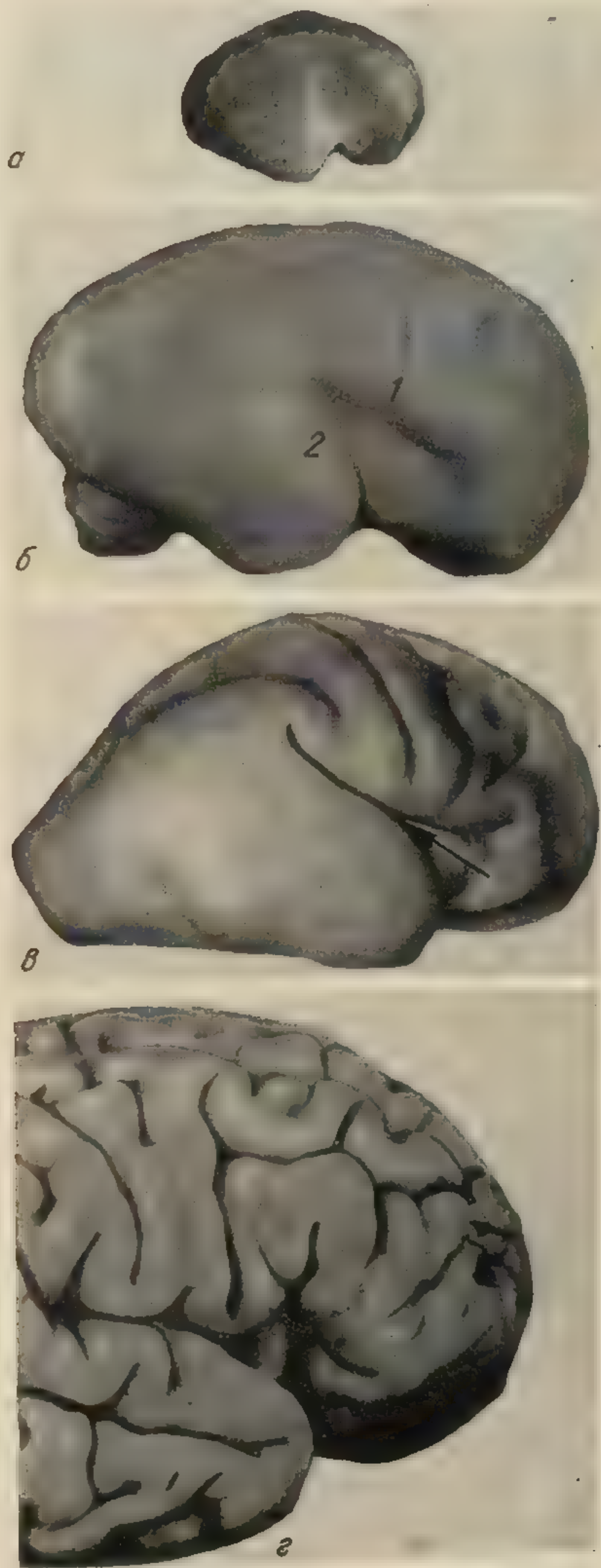


Рис. 109. Наружная поверхность полушарий мозга на разных стадиях развития.

а — 3 лунных месяца — закладка сильвиевой ямки; б — 5 лунных месяцев — образование валиков теменной (1) и височной (2) покрышек; в — 6 лунных месяцев — оперкуляризация заднего отдела островка (показано стрелкой); г — новорожденный — неполная оперкуляризация островка.

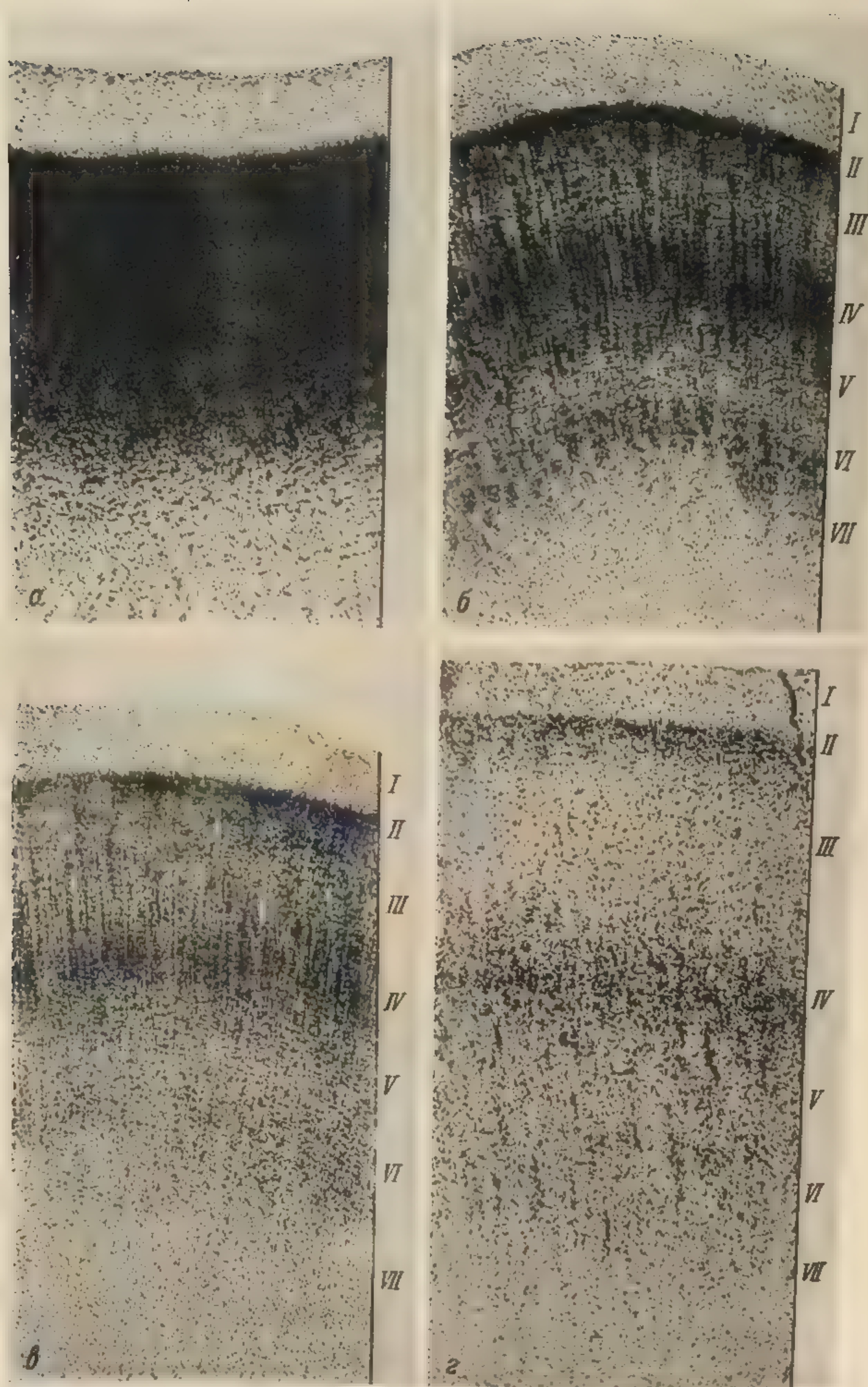


Рис. 110. Цитоархитектура поля 13.
а — 5 лунных месяцев — закладка будущего поля 13; *б* — 6 лунных месяцев; *в* —
 8 лунных месяцев; *г* — новорожденный

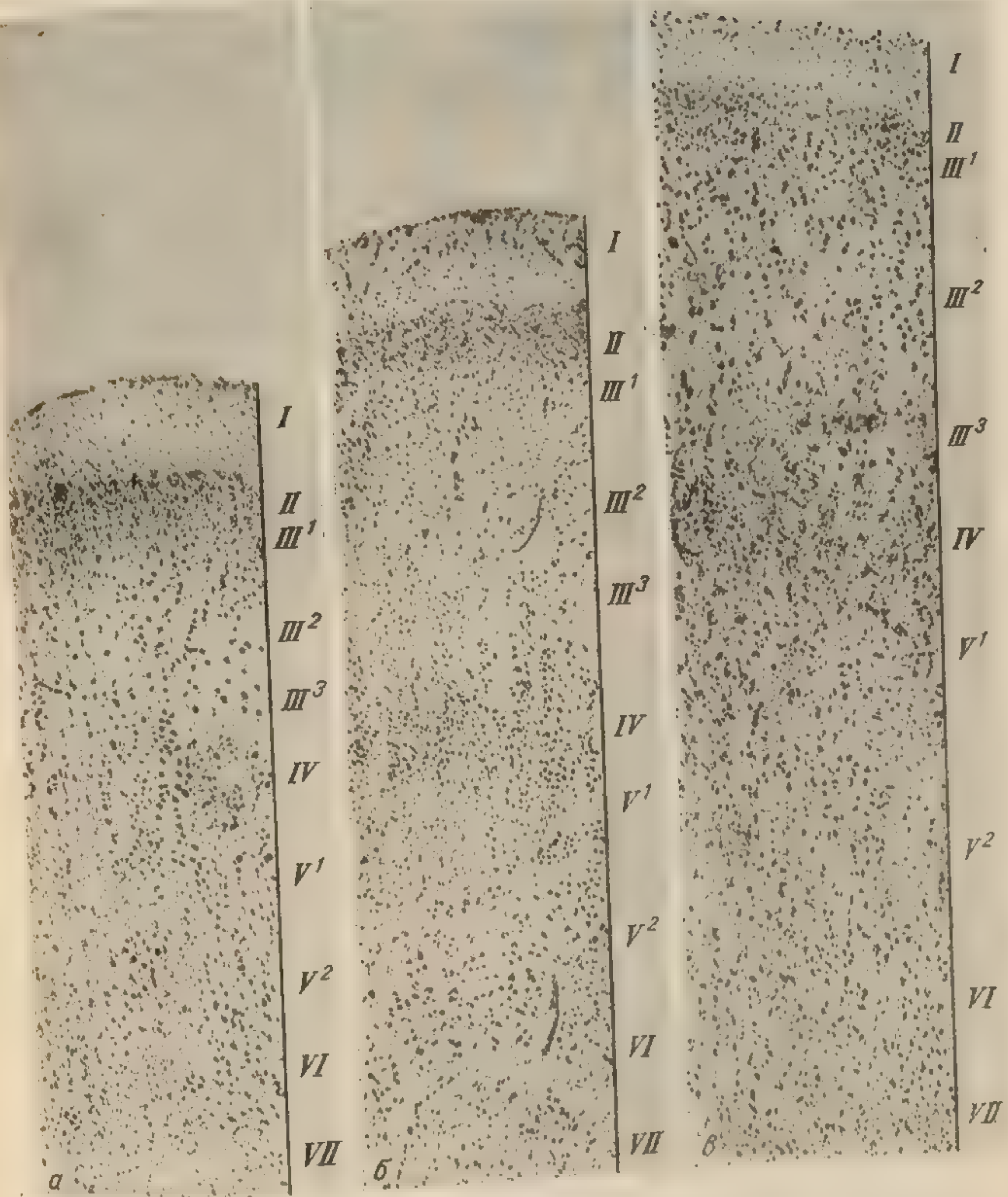


Рис. 111. Цитоархитектура поля 13.
 а — 1 год; б — 2 года; в — 7 лет.

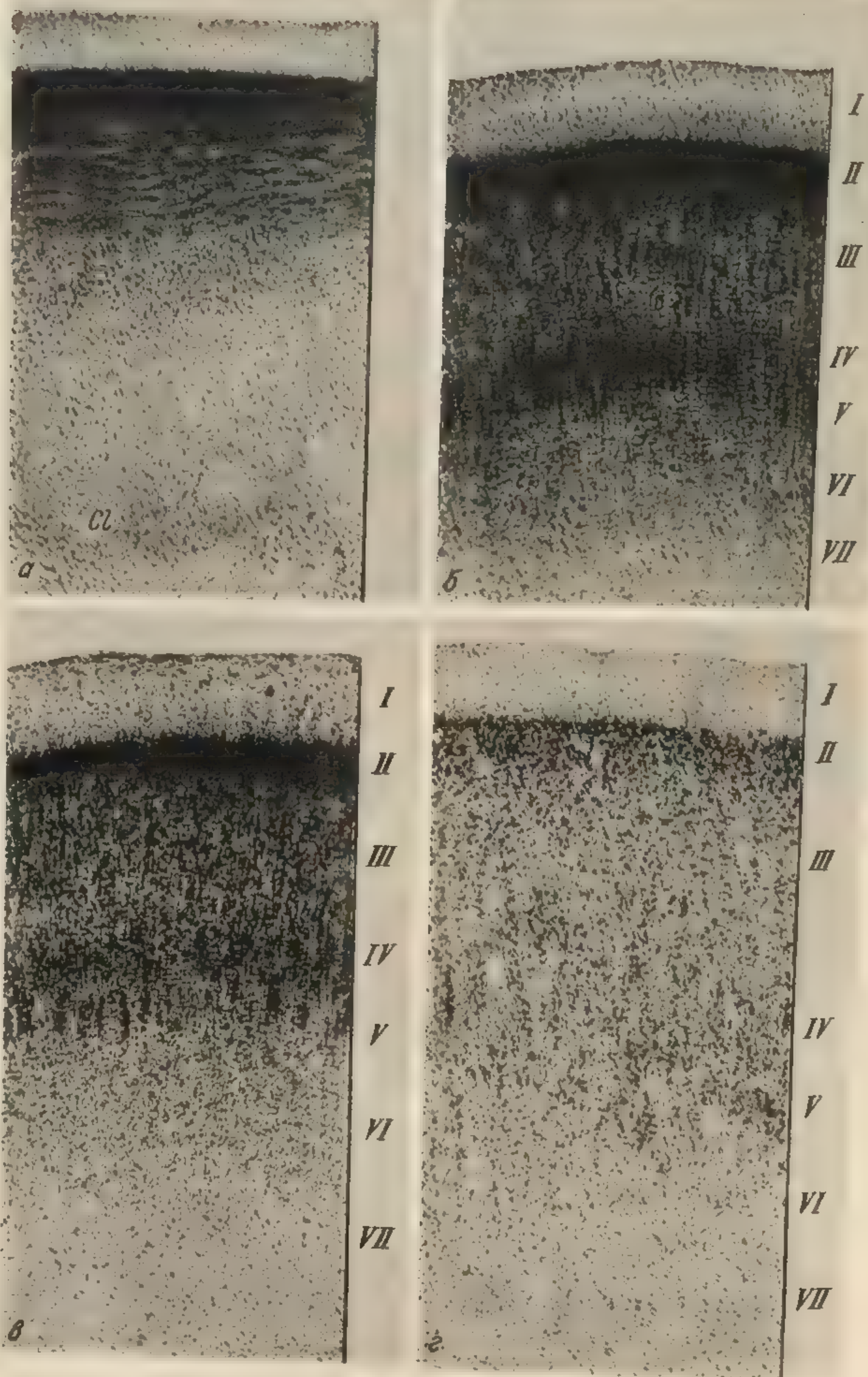


Рис. 112. Цитоархитектоника поля 14.
 а — 5 лунных месяцев — закладка будущего поля 14; б — 6 лунных месяцев; в —
 8 лунных месяцев; г — новорожденный.

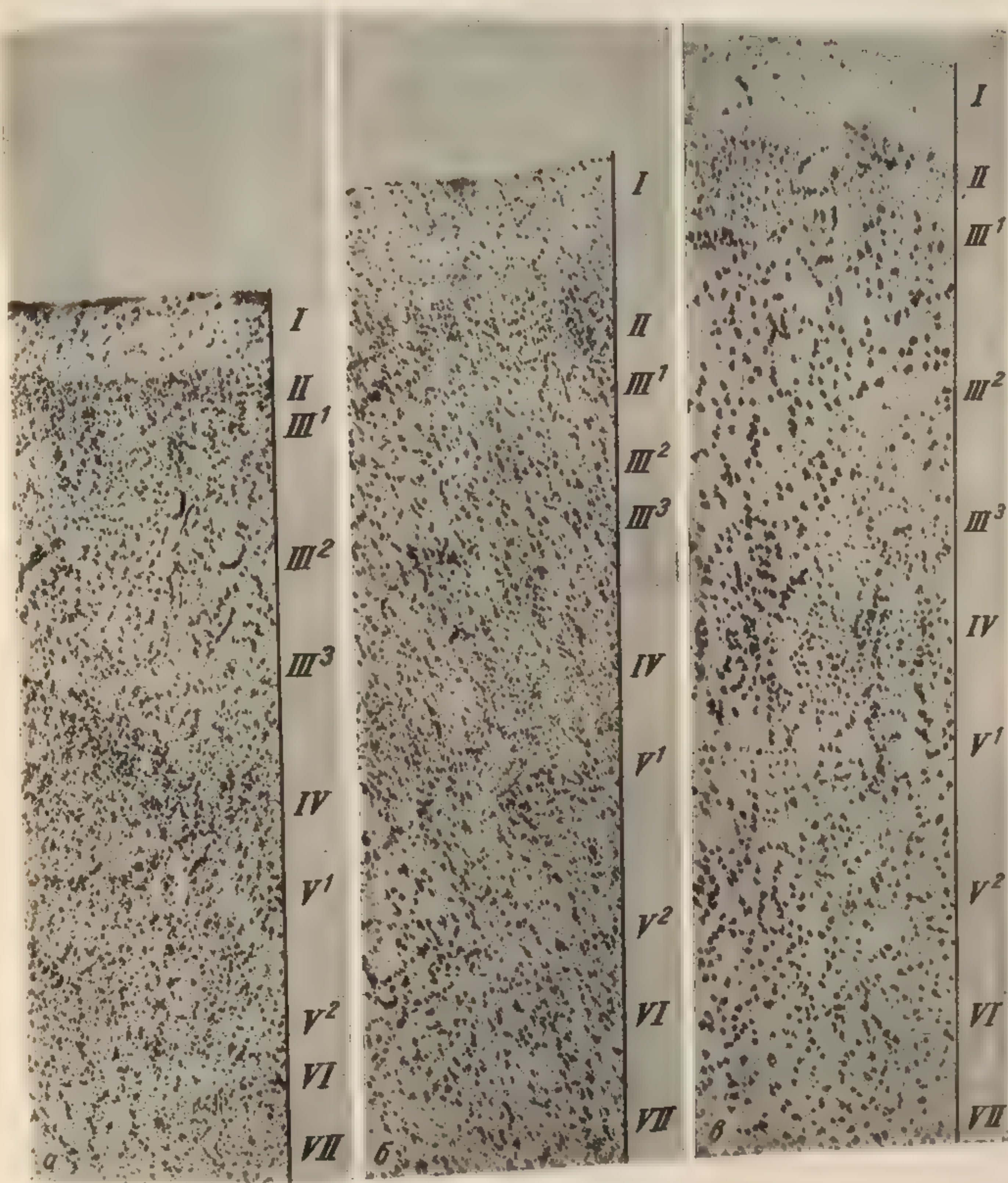


Рис. 113. Цитоархитектоника поля 14.
а — 1 год; б — 2 года; в — 7 лет.

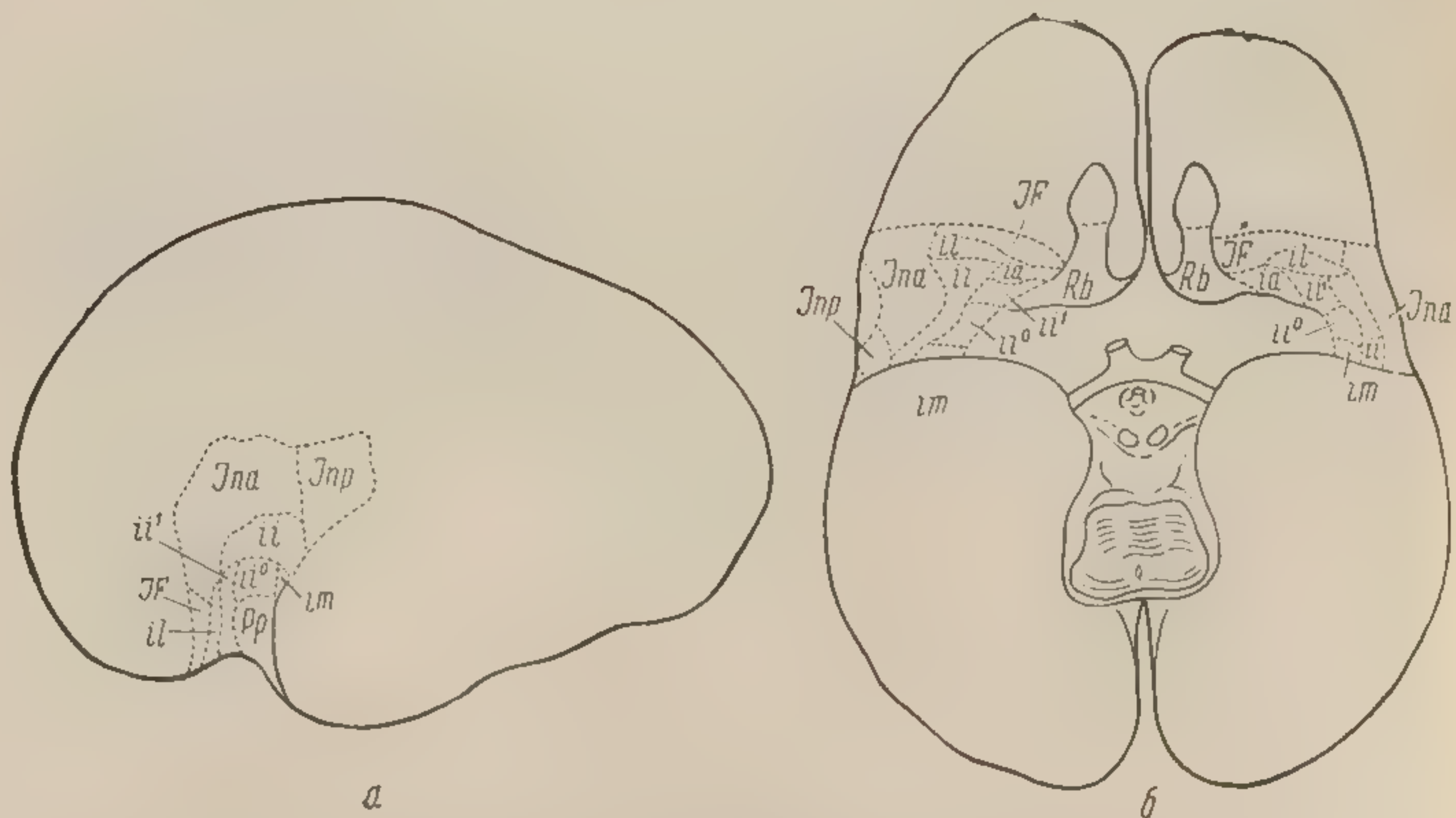


Рис. 114. Топографическая карта цитоархитектонических полей инсулярной области на 5-м лунном месяце.

a — наружная поверхность полушария; *b* — основание мозга; *Ina* — закладка поля 14; *Inp* — закладка поля 13; *ia*, *il*, *il'*, *il''*, *il*, *im* — поля перипалеокортикальной зоны; *pp* — препириформная область; *Rb* — ретробульбарная область; *JF* — структура поля 14, переходная к лобной области.

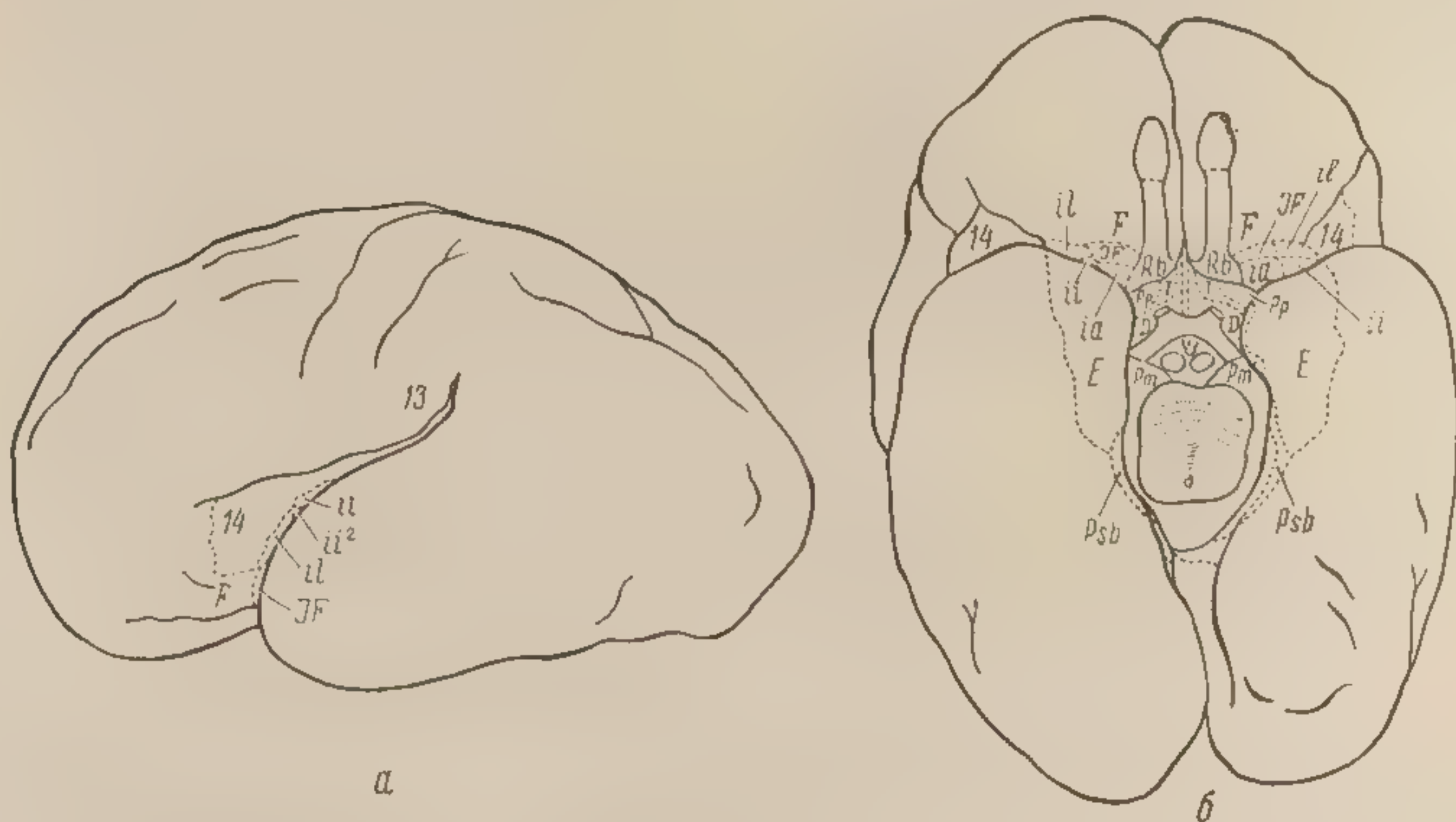


Рис. 115. Топографическая карта цитоархитектонических полей на 6-м лунном месяце.

D — диагональная область; *T* — обонятельный бугорок; *E* — энторинальная область; *F* — лобная область; *Psb* — пресубикулярная область. Остальные обозначения те же, что и на рис. 114.

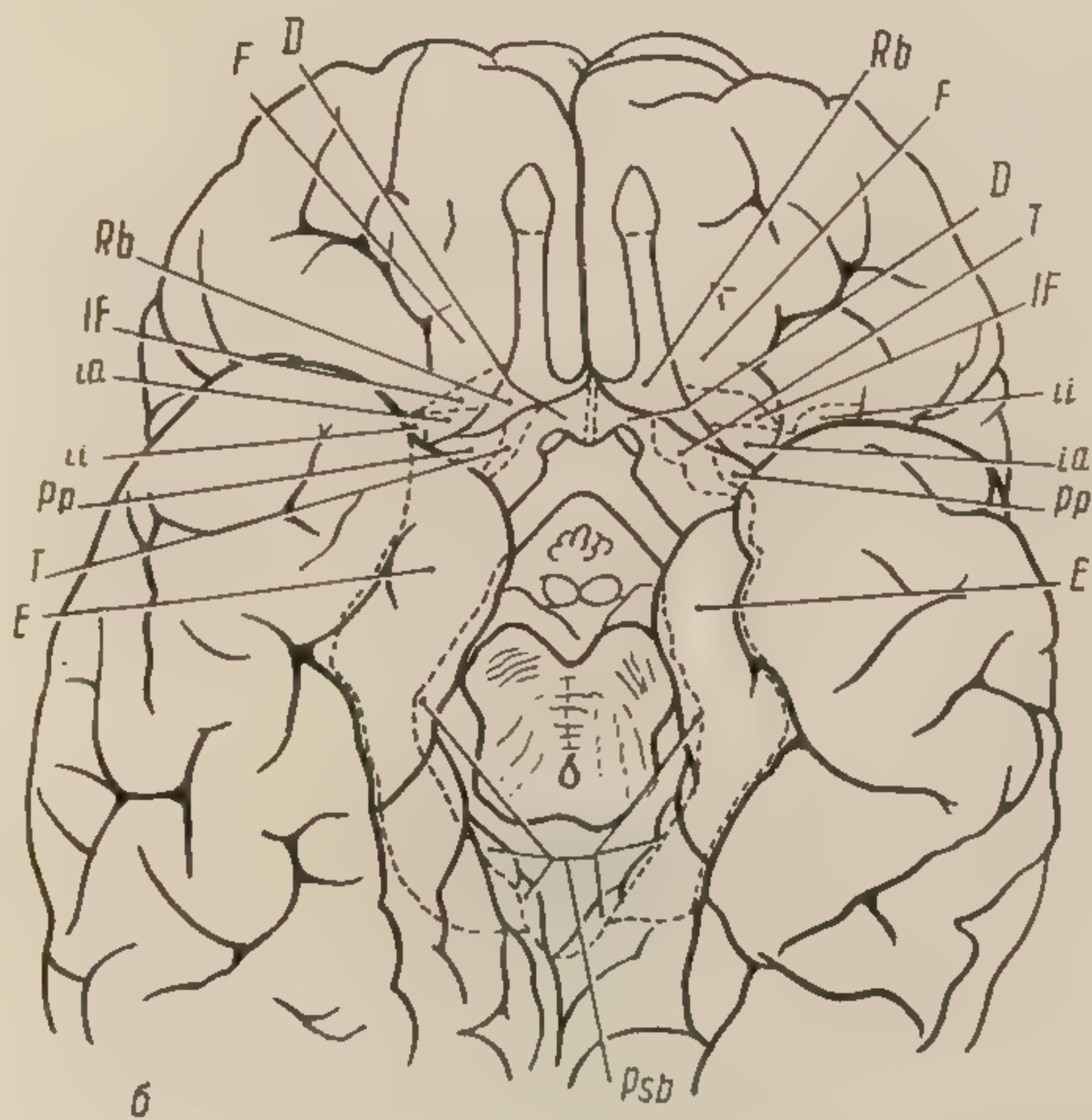
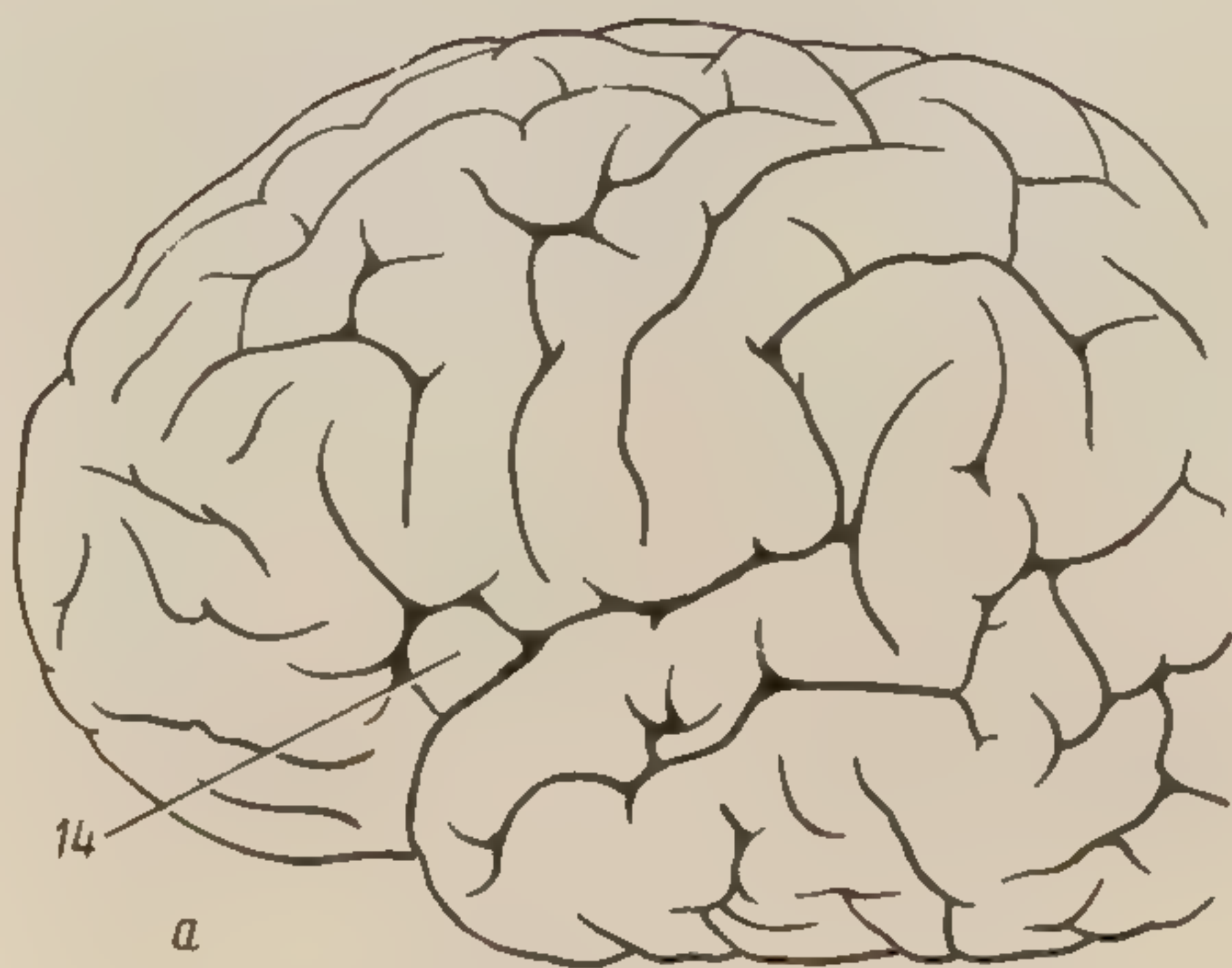


Рис. 116. Топографическая карта цитоархитектонических полей инсулярной области у новорожденного. Обозначения те же, что и на рис. 114 и 115.

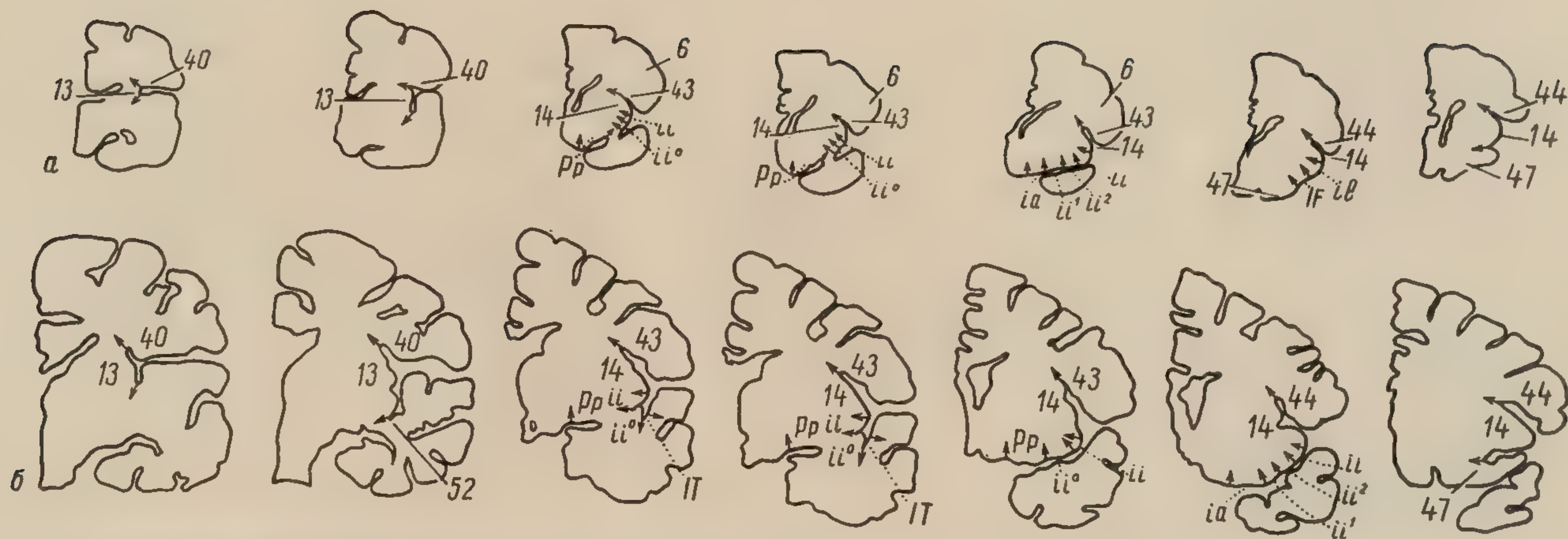


Рис. 117. Расположение цитоархитектонических полей инсулярной области на серии фронтальных срезов через полушарие.
 а — в 6 лунных месяцев; б — у новорожденного. Обозначения те же, что и на рис. 114 и 115.

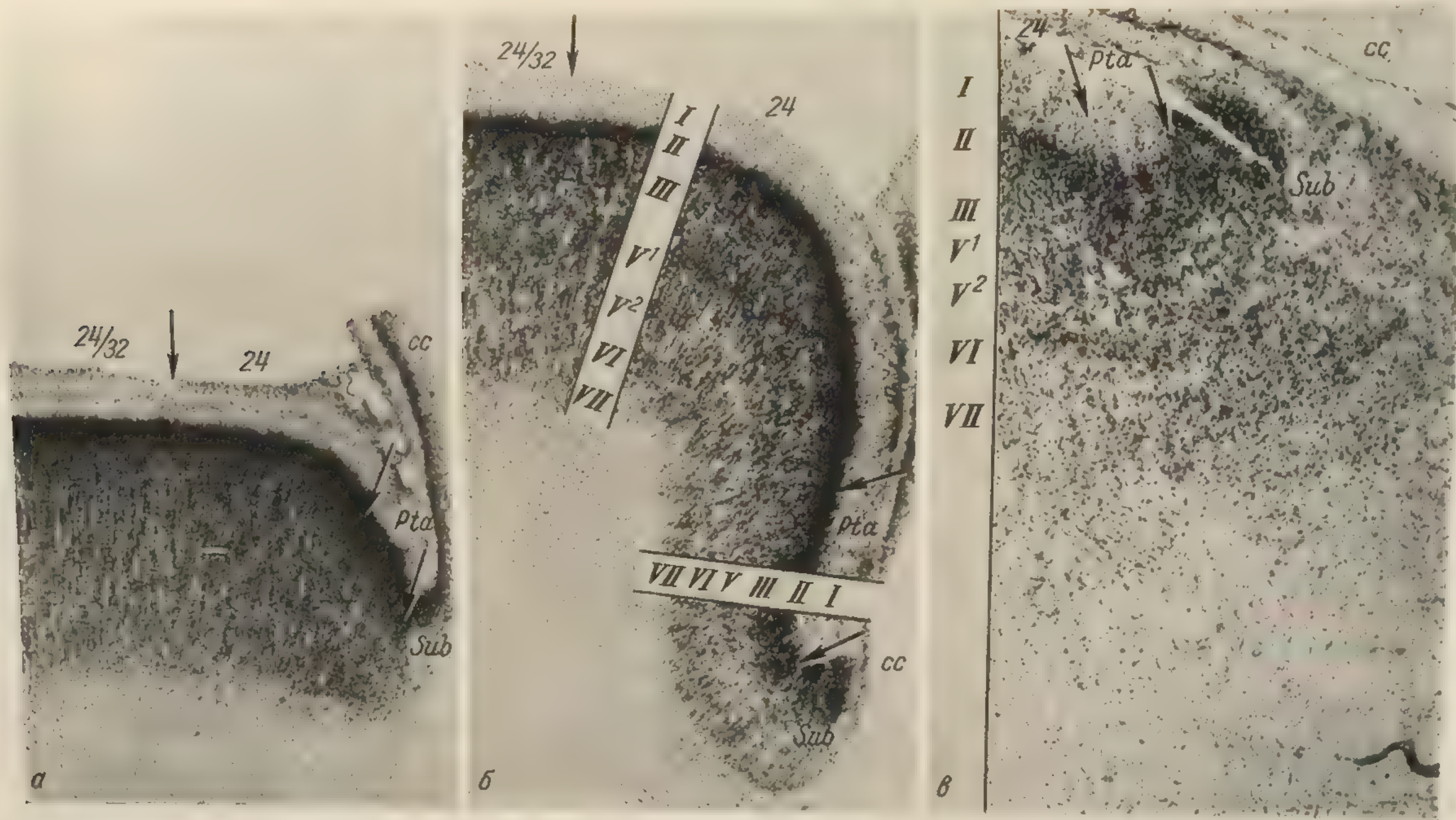


Рис. 118. Развитие полей pta и 24 переднего отдела лимбической области.
 а — 5 лунных месяцев; б — 6 лунных месяцев; в — новорожденный. Объяснения см. в тексте.

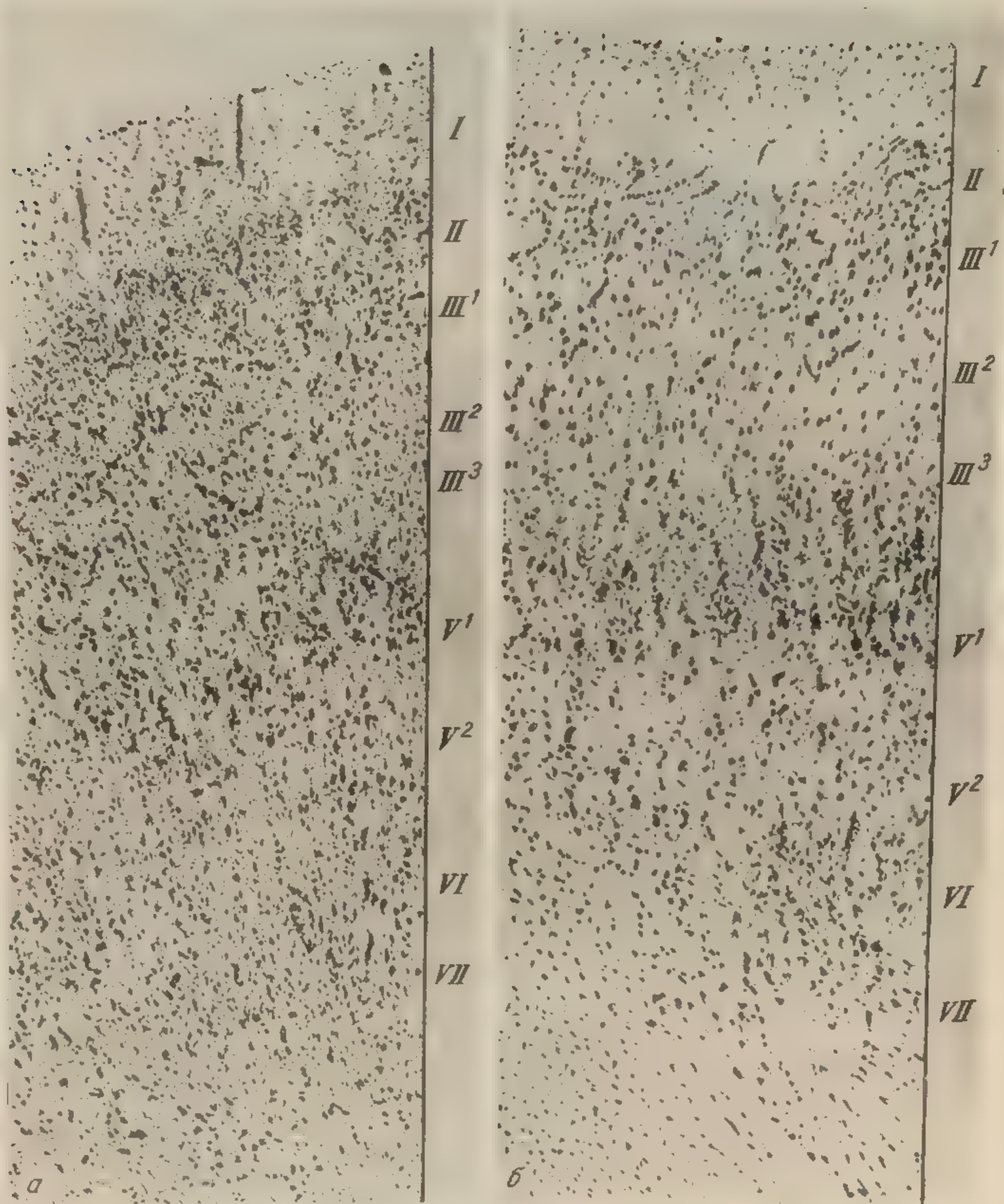
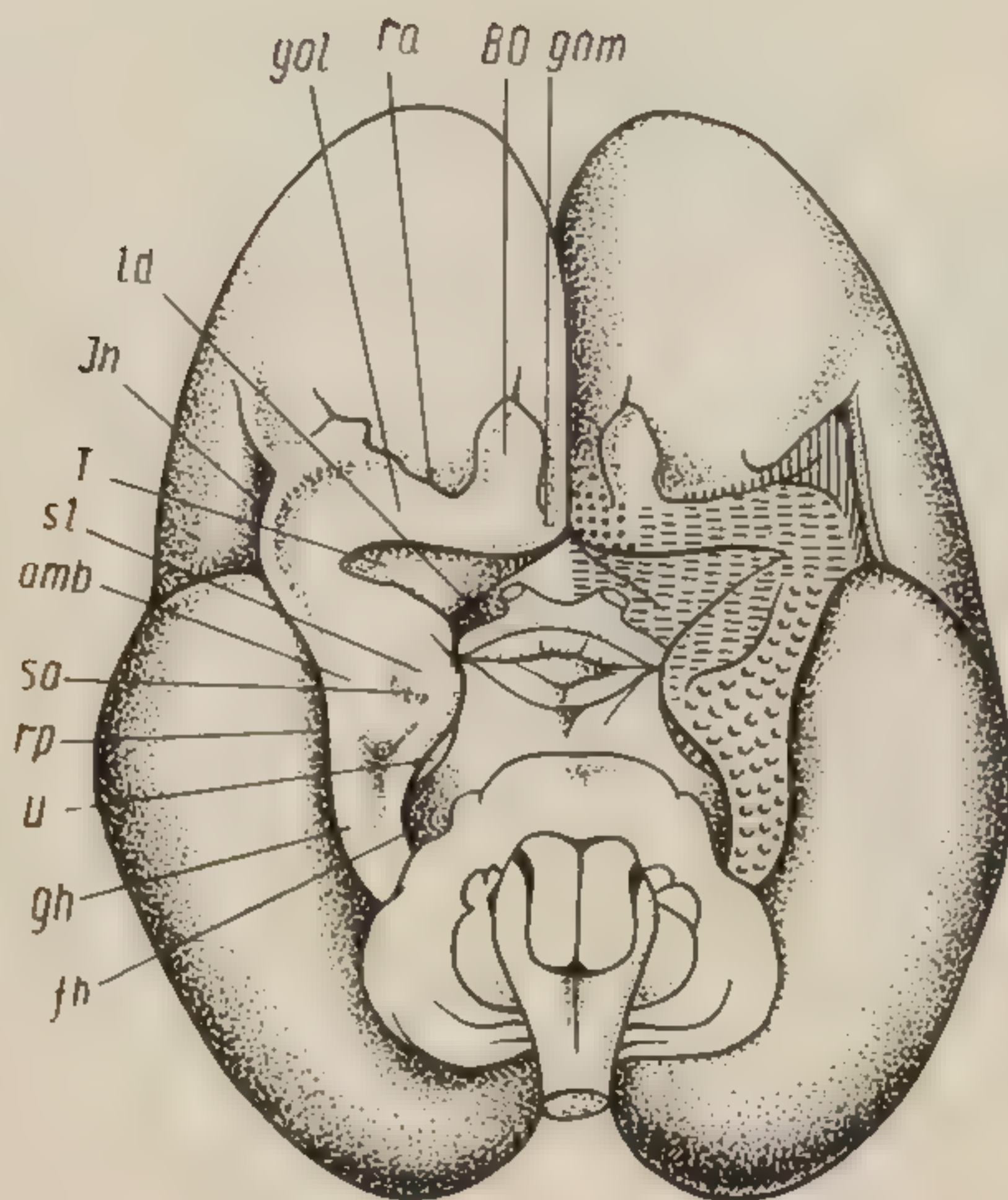


Рис. 119. Развитие поля 24.
а — 2 года; б — 7 лет.



Рис. 120. Развитие полей Ptp и 23 заднего отдела лимбической области.
 а — 5 лунных месяцев; б — 6 лунных месяцев; в — новорожденный.



Палеокортекс
(древняя кора)

Архикортекс
(старая кора)

Перипалеокортекс

Периархикортекс

Рис. 122. Основание мозга плода человека 5 лунных месяцев.

amb — gyrus ambiens; BO — bulbus olfactorius; fh — fissura hippocampi; gh — gyrus hippocampi; gol — gyrus olfactorius lateralis; gom — gyrus olfactorius medialis; In — insula; ld — ligamentum diagonale; ra — sulcus rhinalis anterior; rp — sulcus rhinalis posterior; sa — sulcus semiannularis; sl — gyrus semiannularis; T — tuberculum olfactorium; u — uncus.

Рис. 123. Внутренняя поверхность правого полушария мозга взрослого человека (Экономо, Коскинас).

1 — Sulcus parolfactorius anterior; 2 — Sulcus parolfactorius medius; 3 — Sulcus parolfactorius posterior; 4 — Sulcus parolfactorius postremus; A — area parolfactoria Broca; b — gyrus geniculatus; c — gyrus subcallosus Цукеркандля; Bo — bulbus olfactorius; Ca — commissura anterior; Fi — fimbria; FD — fascia dentata; Fo — fornix; g — ligamentum Giacomini; gyrus intralimbicus; Opt — chiasma; U — uncus.

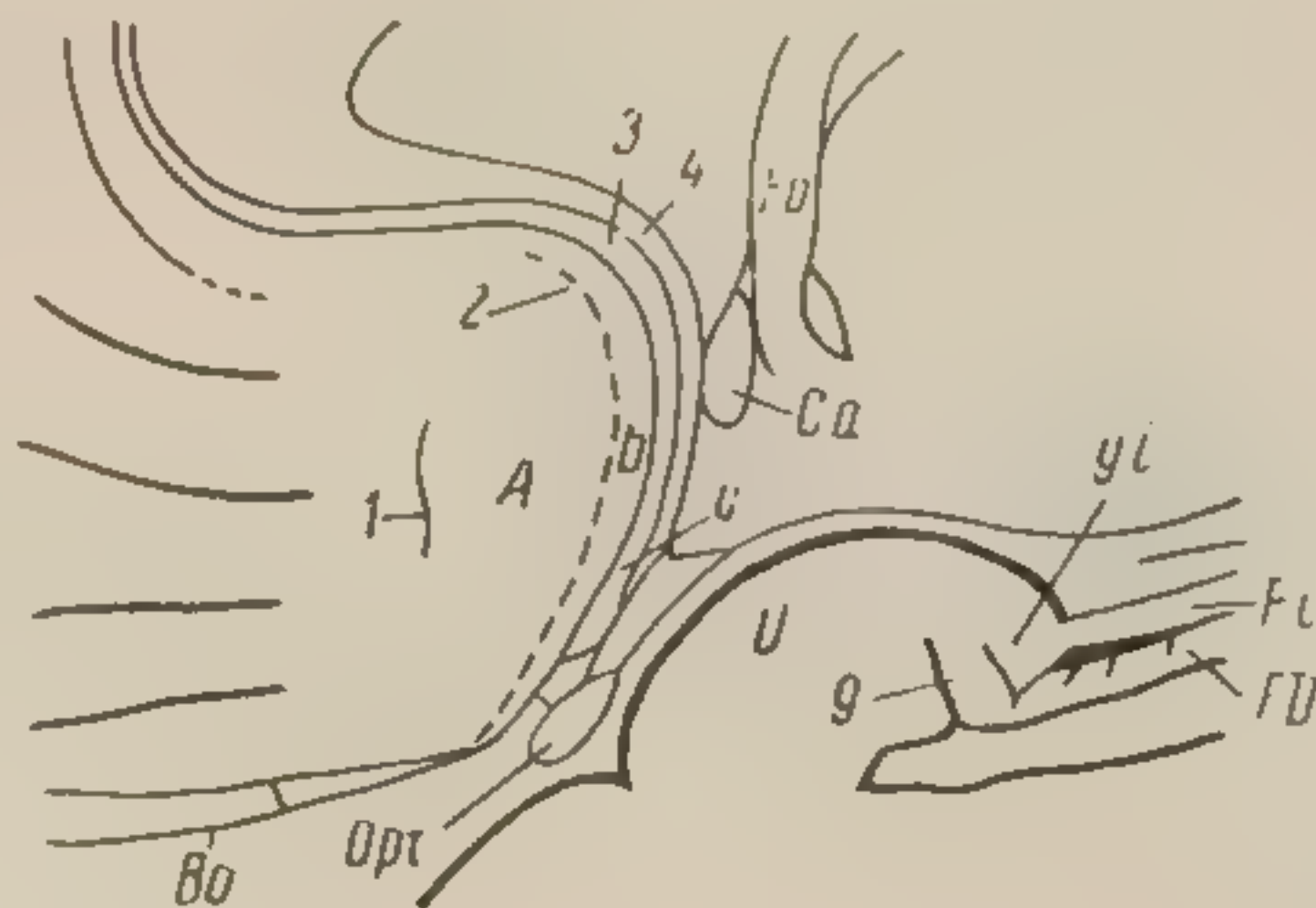




Рис. 124. Фронтальный срез через мозг плода человека 6 лунных месяцев (220 мм т. к. длины).
Cl — ограда; *D²* — диагональная область; *eta⁰*, *eta¹*, *eti*, *etl* — переходные поля энторинальной области; *ii⁰*, *ii* — перипалеокортикальная зона; *NC* — неокортекс; *Pp²*, *Pp^{2a}* и *Pp^{2b}*, *Pper* — препириформная область; *T¹*, *T²* — обонятельный бугорок (20 : 1).

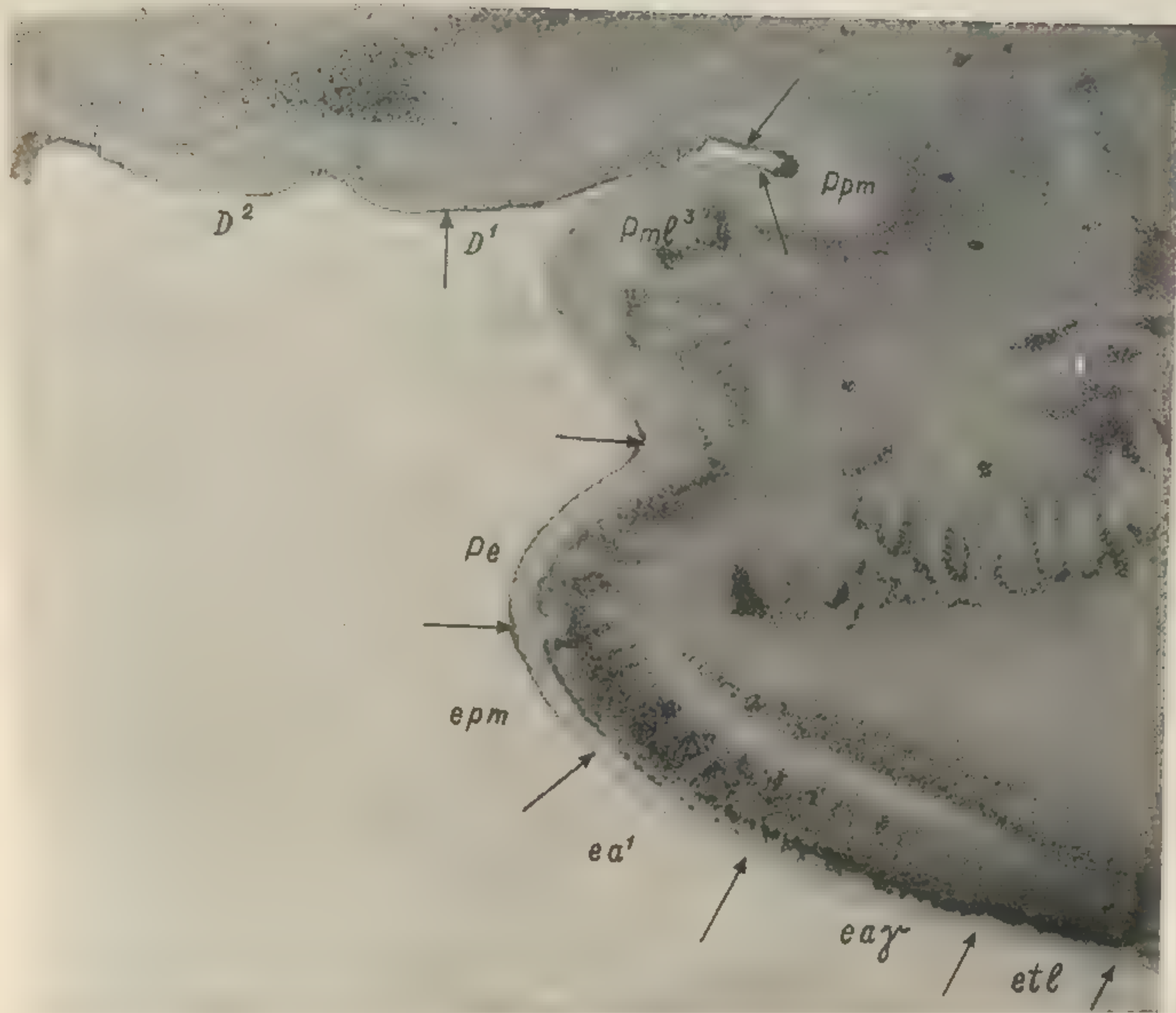


Рис. 125. Фронтальный срез через мозг плода человека 5 лунных месяцев (180 мм т. к. длины).

D^1 , D^2 — диагональная область; ept , ea^1 , ea , etl — энторинальная область; Ppm , Pml^3 , Pe — периамигдалярная область (20 : 1).

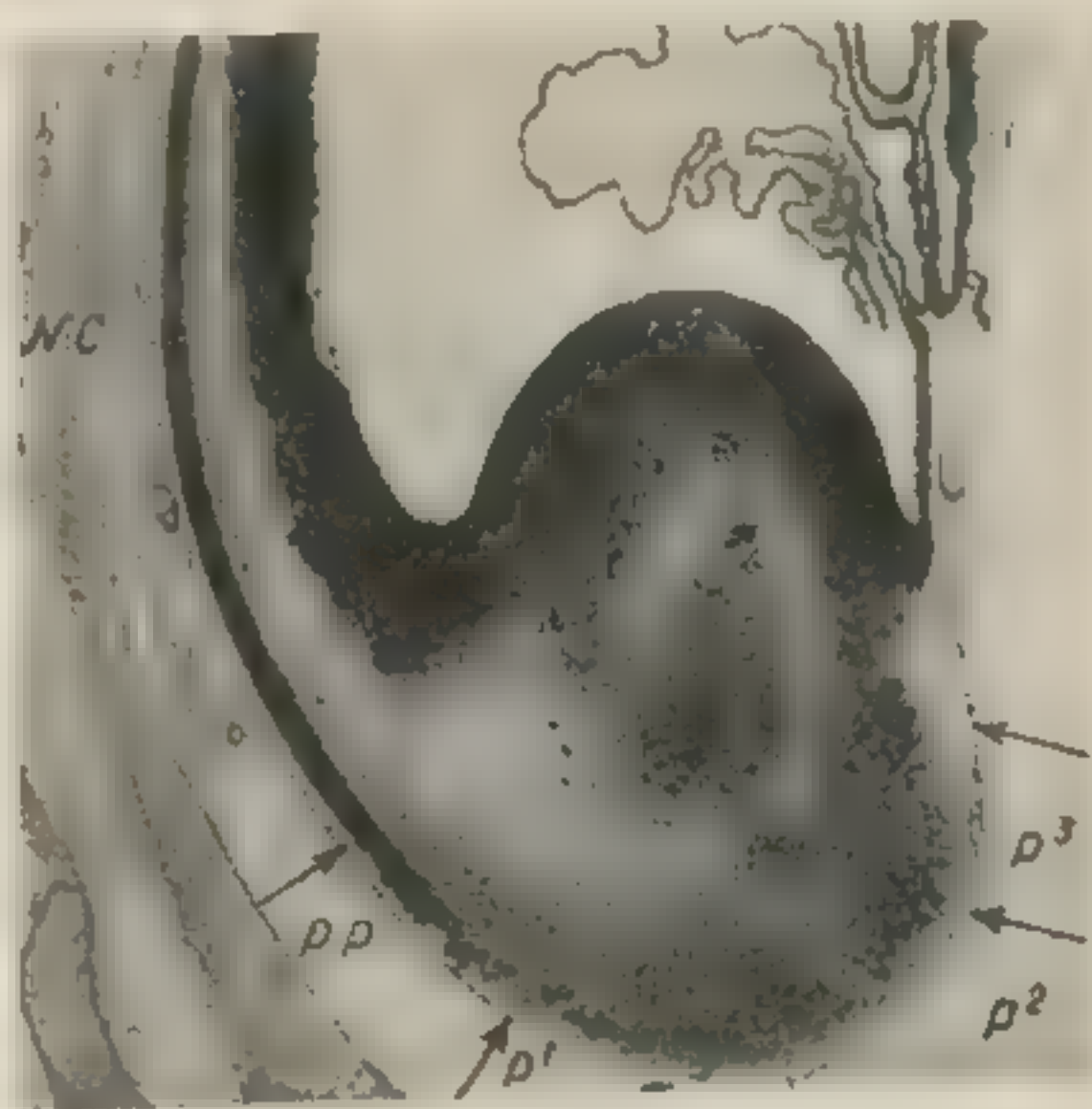


Рис. 126. Фронтальный срез через мозг плода человека в начале 3-го лунного месяца (35 мм т. к. длины).

NC — неокортекс; P^1 , P^2 , P^3 — периамигдалярная область; PP — перипалеокортекс (20 : 1).

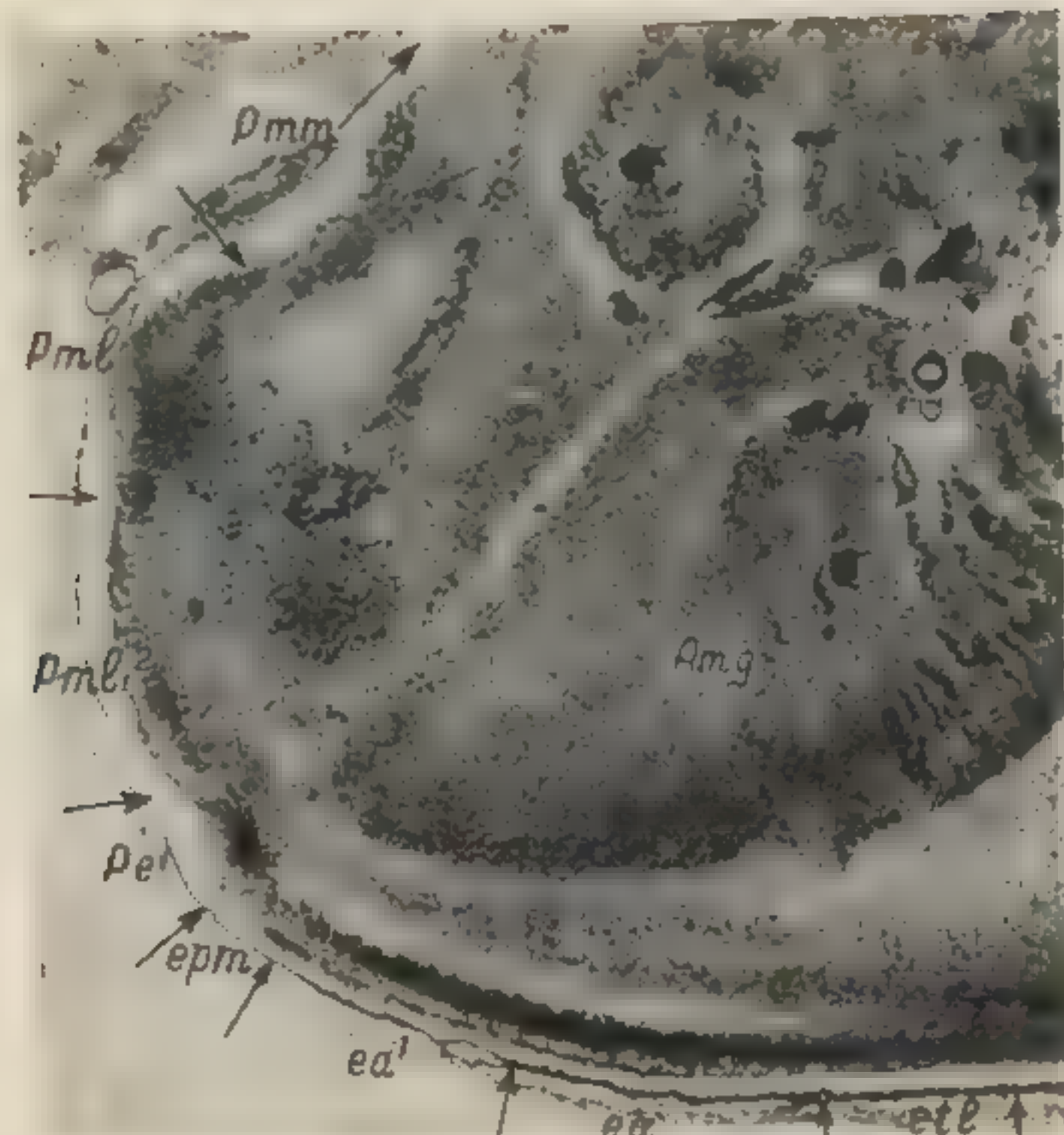


Рис. 127. Фронтальный срез через мозг плода человека 4 лунных месяцев (130 мм т. к. длины).

Amg — миндалевидное ядро; ерт, ea¹, eu, etl — энторинальная область; Pmm, Pml¹, Pml², Pml³ — периамигдалярная область (20 : 1).

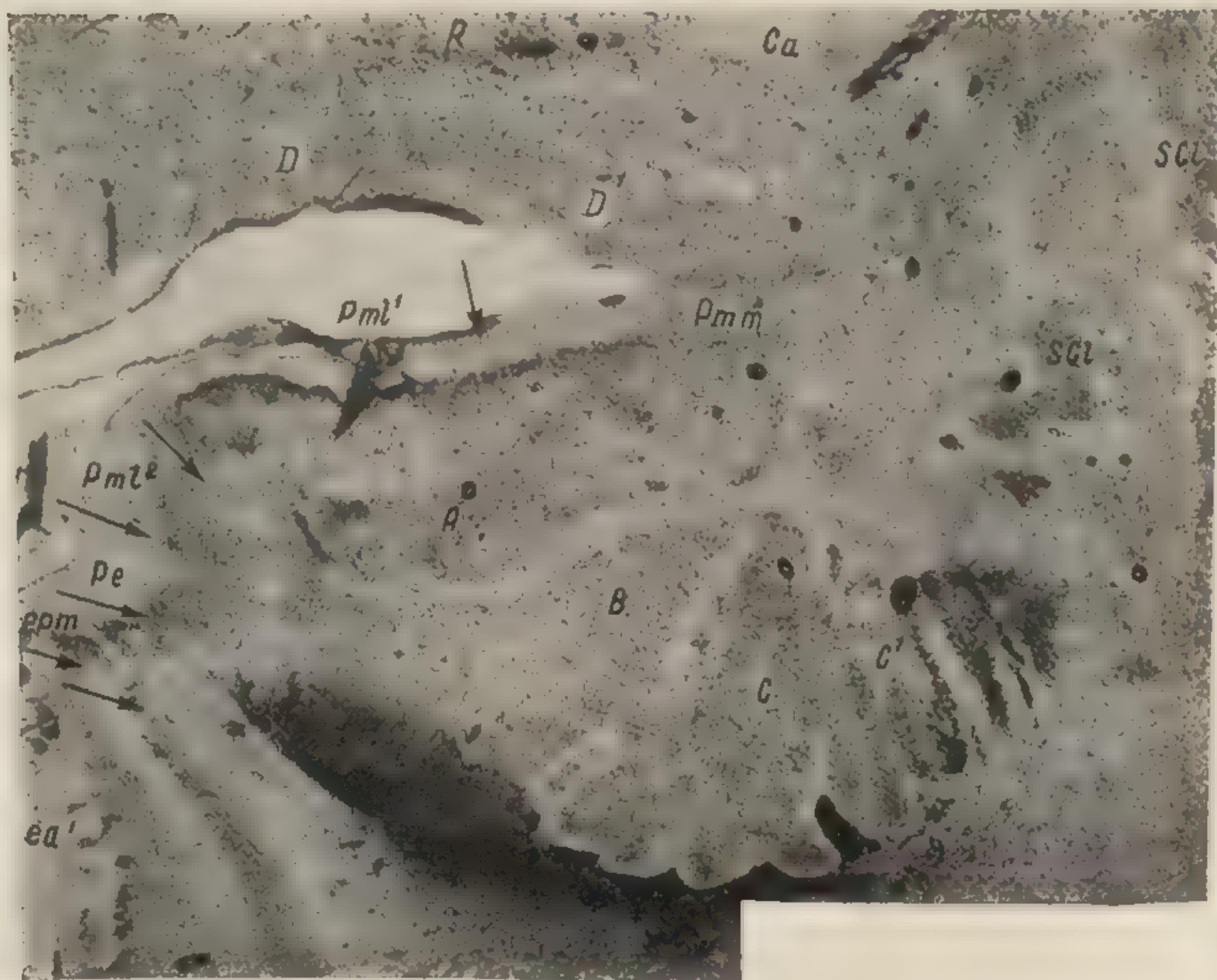


Рис. 128. Фронтальный срез через мозг плода человека 6 лунных месяцев (220 мм т. к. длины).

A, B, C, C¹ — миндалевидный комплекс; Ca — передняя комиссура; D¹, D² — диагональная область; ерт, ea¹ — энторинальная область; Pmm, Pml¹, Pml², Pml³ — периамигдалярная область; R — безымянная субстанция; SCl — ограда (нижний отдел) (20 : 1).

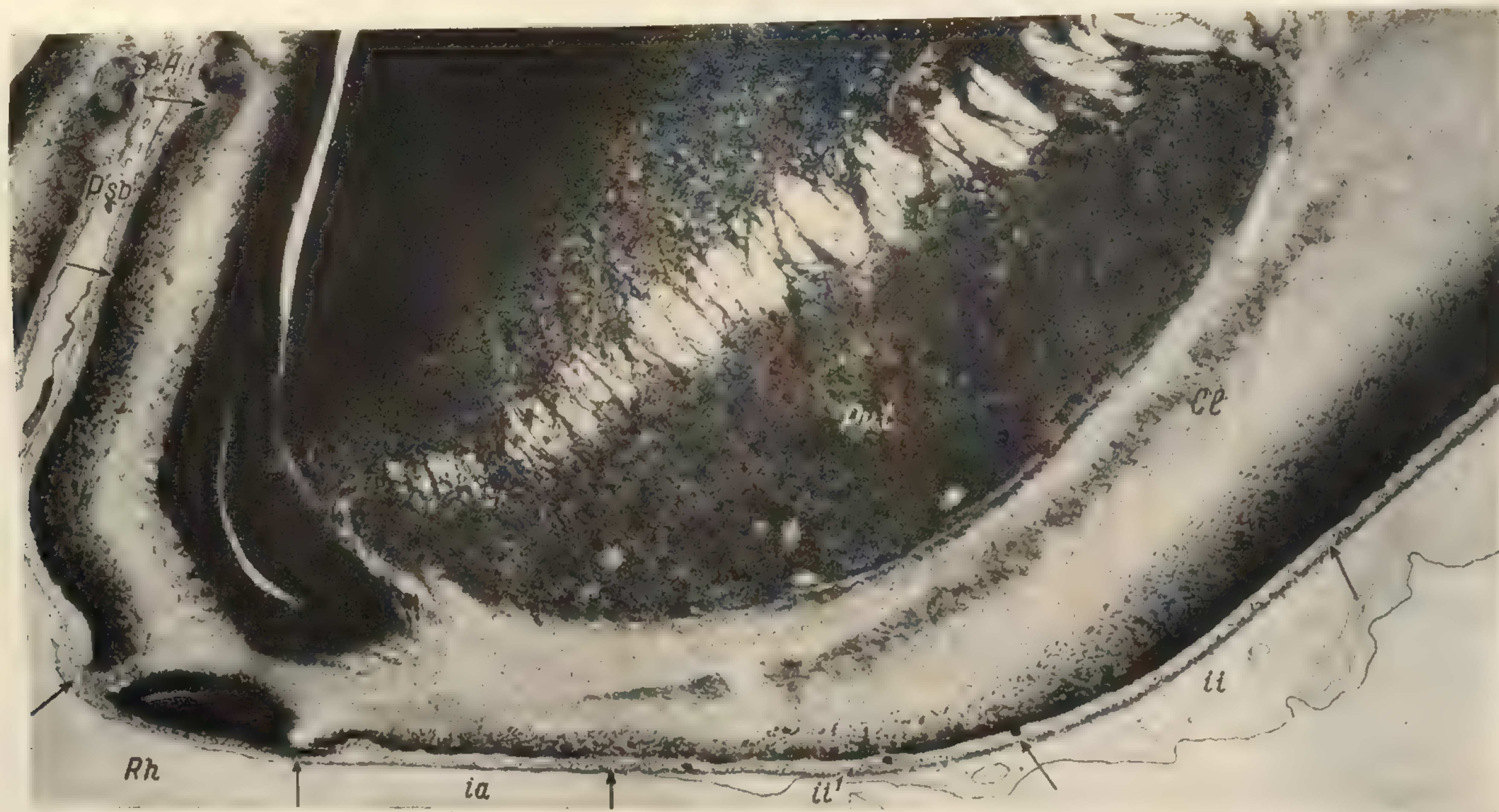


Рис. 129. Фронтальный срез через мозг плода человека 4 лунных месяцев (130 мм т. к. длины).
A — архикортекс (taenia tecta); *Cl* — ограда; *ia*, *ii*¹, *ii* — перипалеокортикальные поля; *Nc* — неокортекс; *Psb* — praesubiculum; *Rh* — обонятельный тракт (20 : 1).

Рис. 130. Фронтальный срез через мозг
плода человека 4 лунных месяцев (130
мм т. к. длины).

*epr*¹, *epr*², *etl* — энторинальная область; *FD* —
зубчатая фасция; *Fi* — fimbria; *h*¹ — *h*⁵ — секто-
ры аммонова рога; *int*² — внутренний слой ■
области архикортекса; *Psb* 1, *Psb* 2 — praesu-
biculum; *sub* — subiculum (20 : 1).

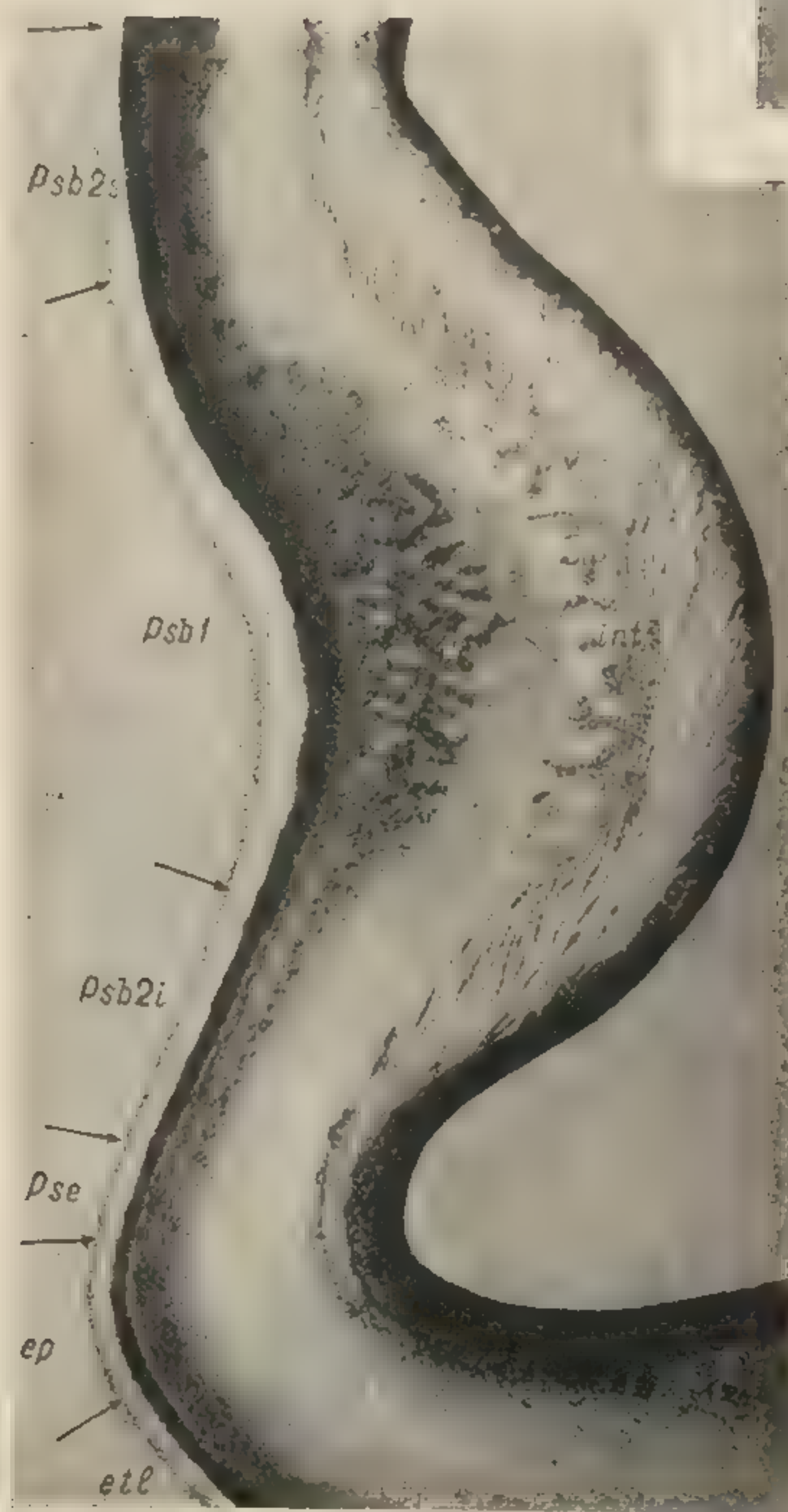
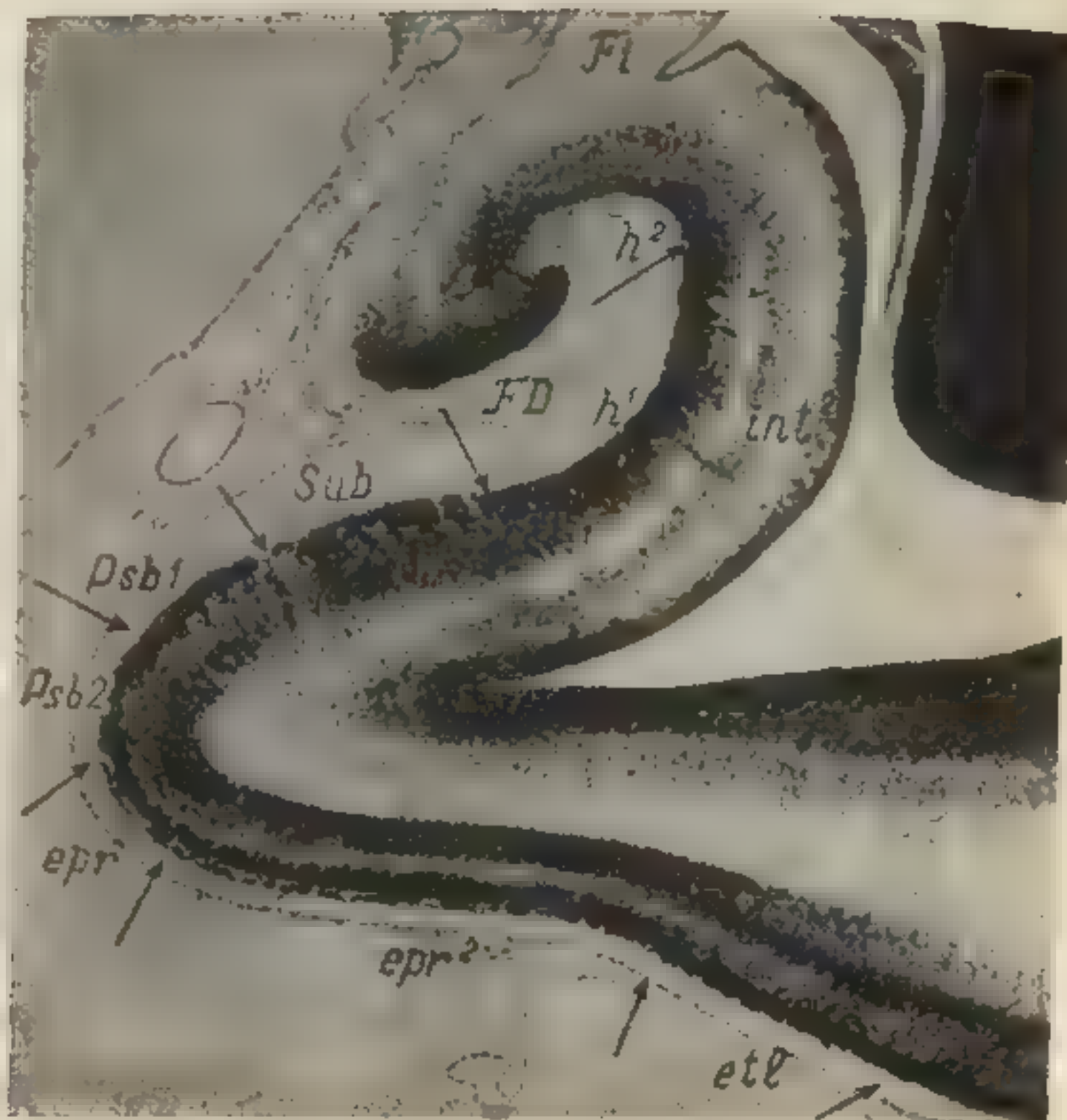


Рис. 131. Фронтальный срез через
мозг плода человека 4 лунных меся-
цев (130 мм т. к. длины).

A — архикортикальная пластинка; *ep*, *etl* —
энторинальная область; *int*² — внутренний
слой ■ области архикортекса; *Psb* 1, *Psb* 2s,
Psb 2i, *Pse* — praesubiculum (20 : 1).

Рис. 132. Фронтальный срез через мозг плода человека 4½ лунных месяцев (150 мм т. к. длины).
ep, etl — энторинальная область; Psb1, Psb2, Pse — praesubiculum (20 : 1).

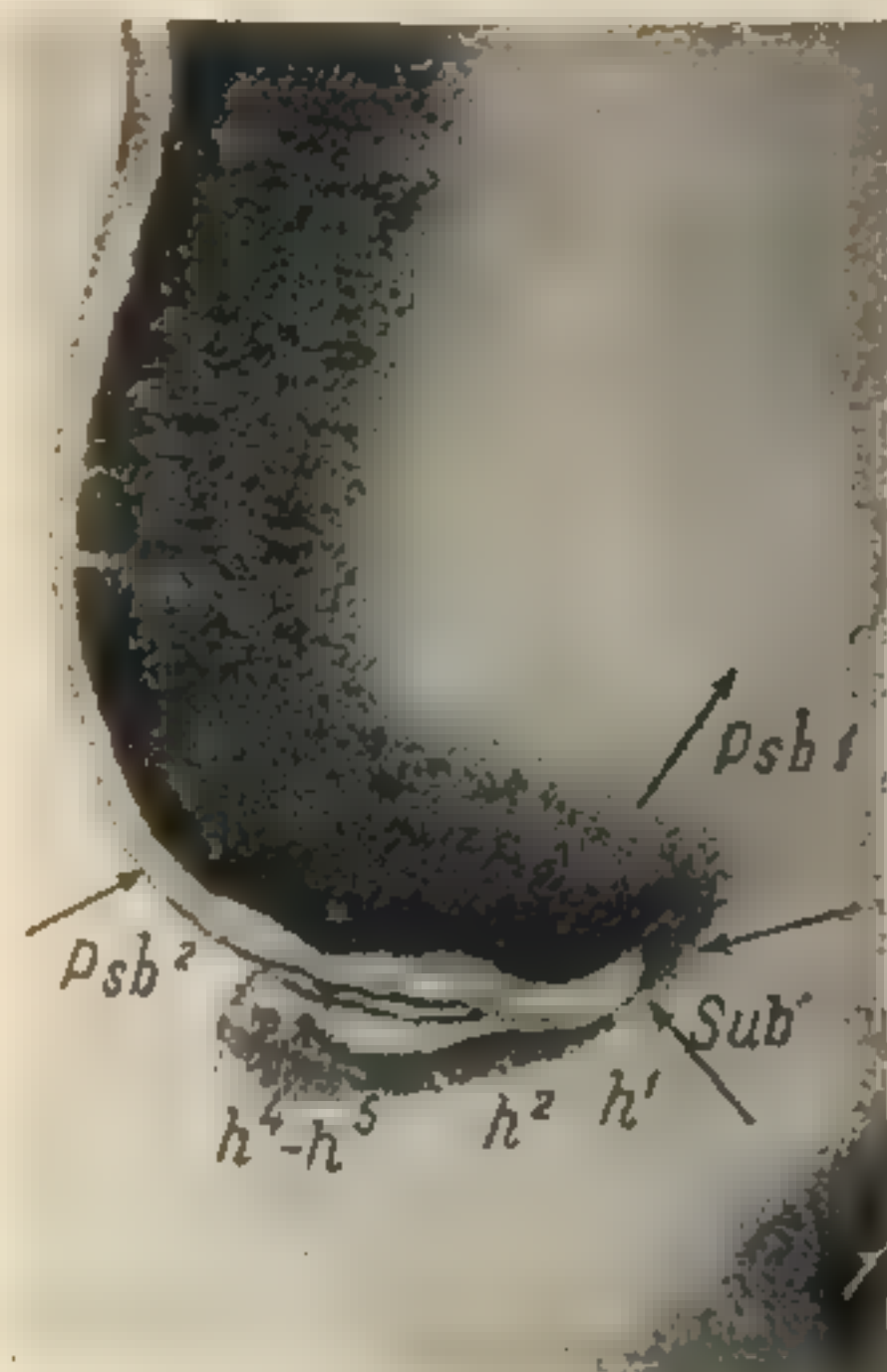
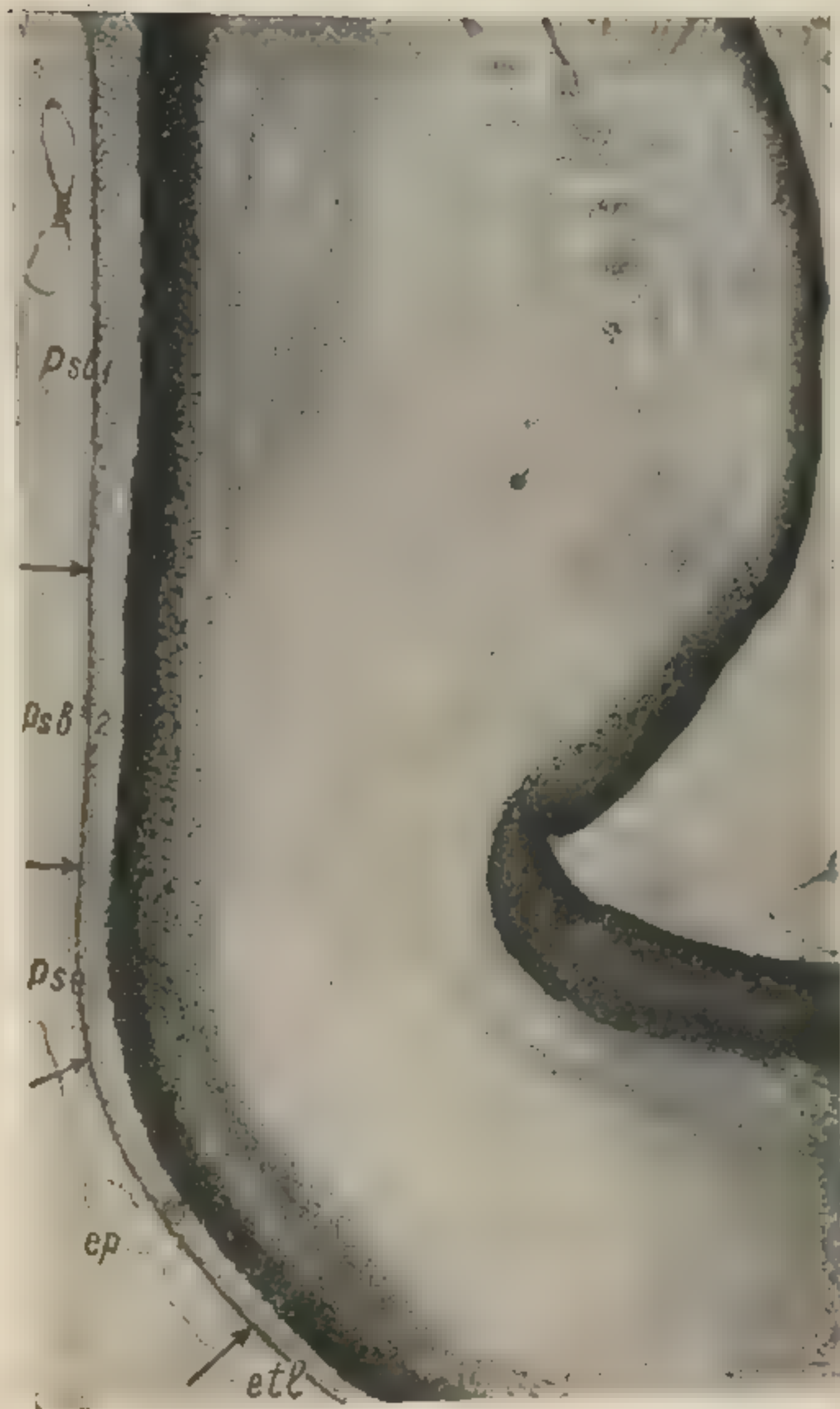


Рис. 133. Фронтальный срез через мозг плода человека 5 лунных месяцев (180 мм т. к. длины).
Psb1, Psb2 — praesubiculum; Sub — subiculum (20 : 1).
Остальные обозначения те же, что и на рис. 130.

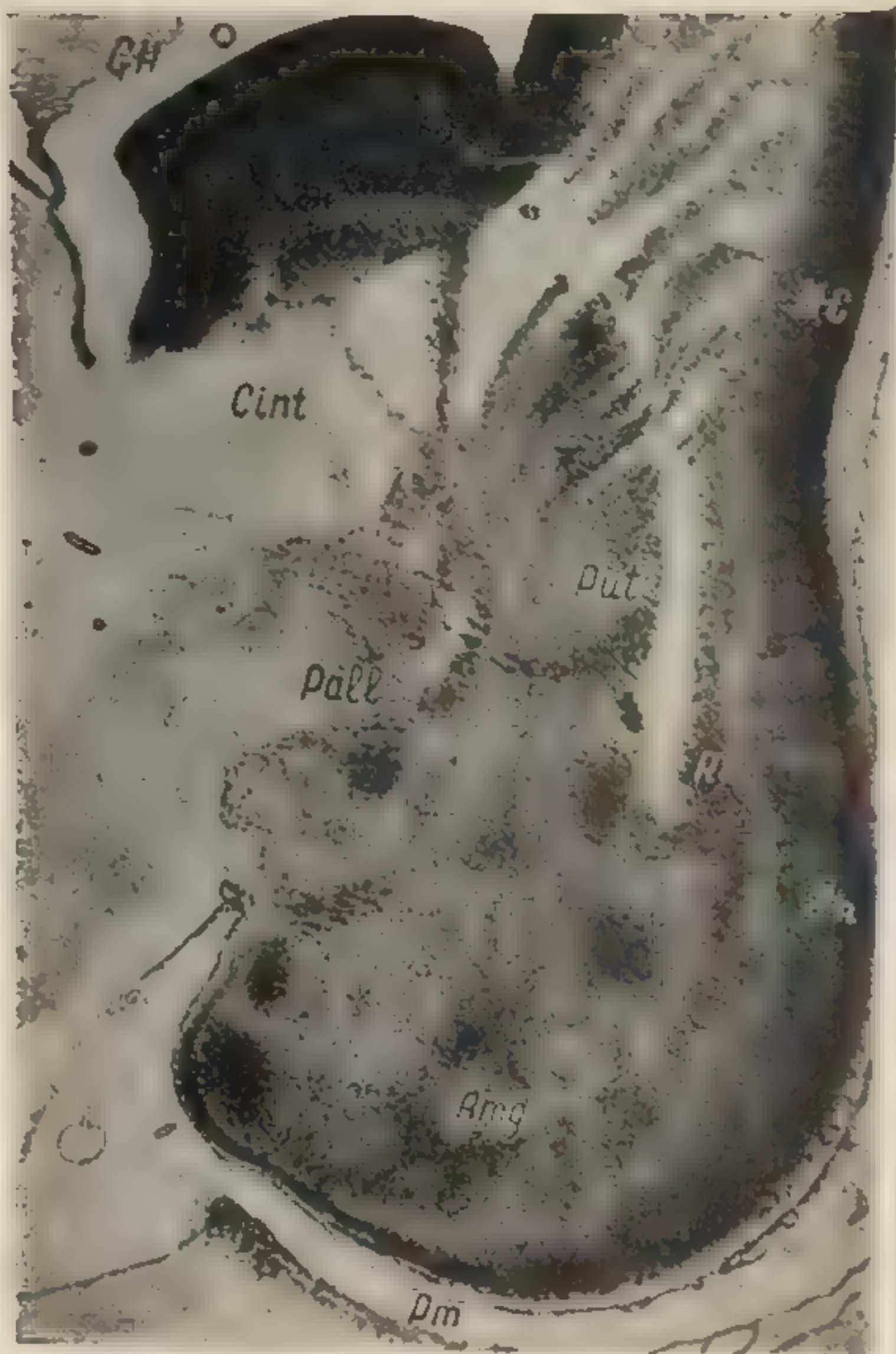


Рис. 134. Фронтальный срез через мозг эмбриона человека ■ конце 3 лунного месяца (55 мм т. к. длины).

Amg — миндалевидное ядро; *Cint* — внутренняя сумка; *GH* — ганглиозный бугор; *In* — островок; *NC* — неокортекс; *Pall* — паллидум; *Pm* — периамигдаллярная область; *Put* — путамен (20 : 1).

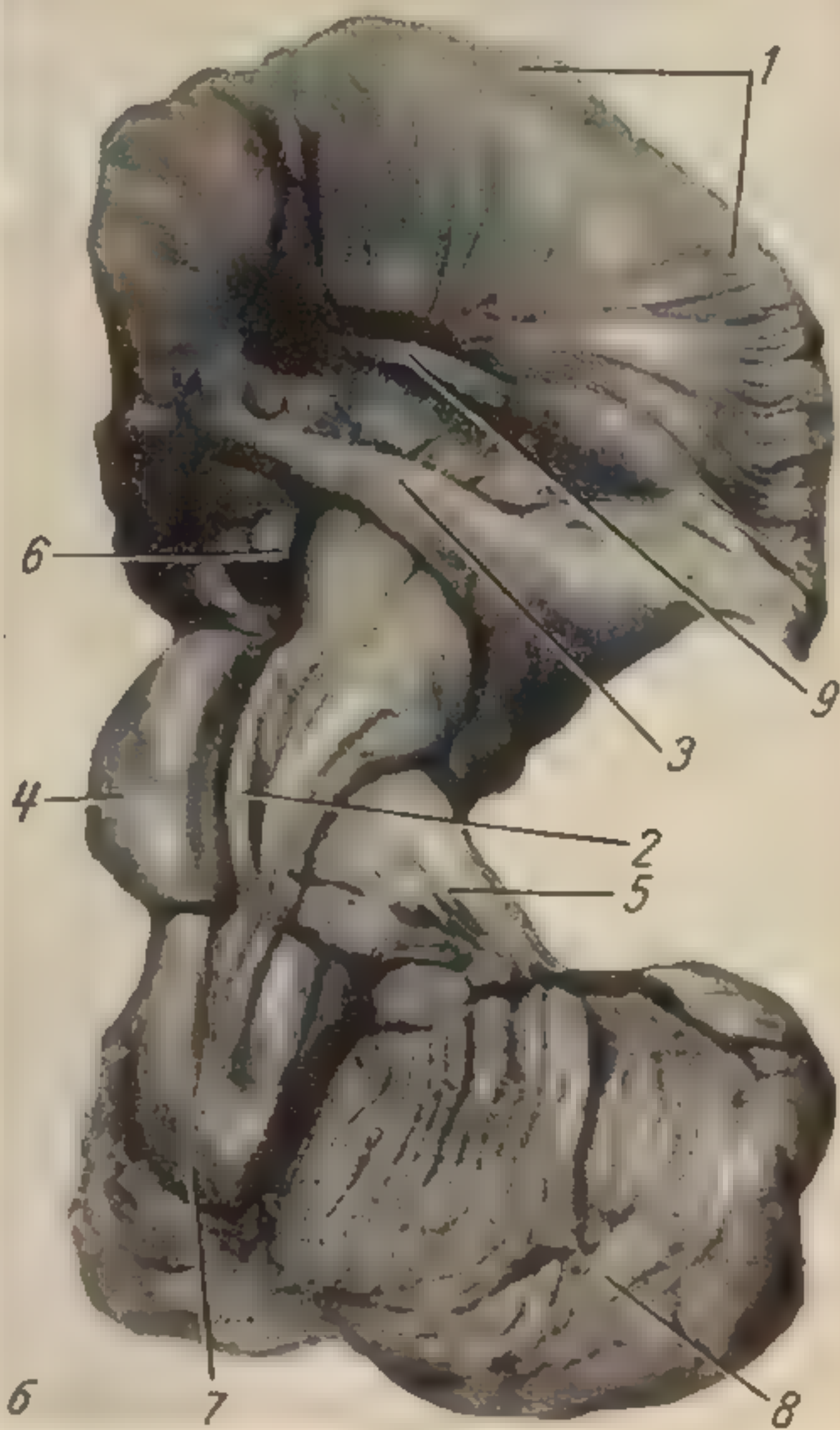
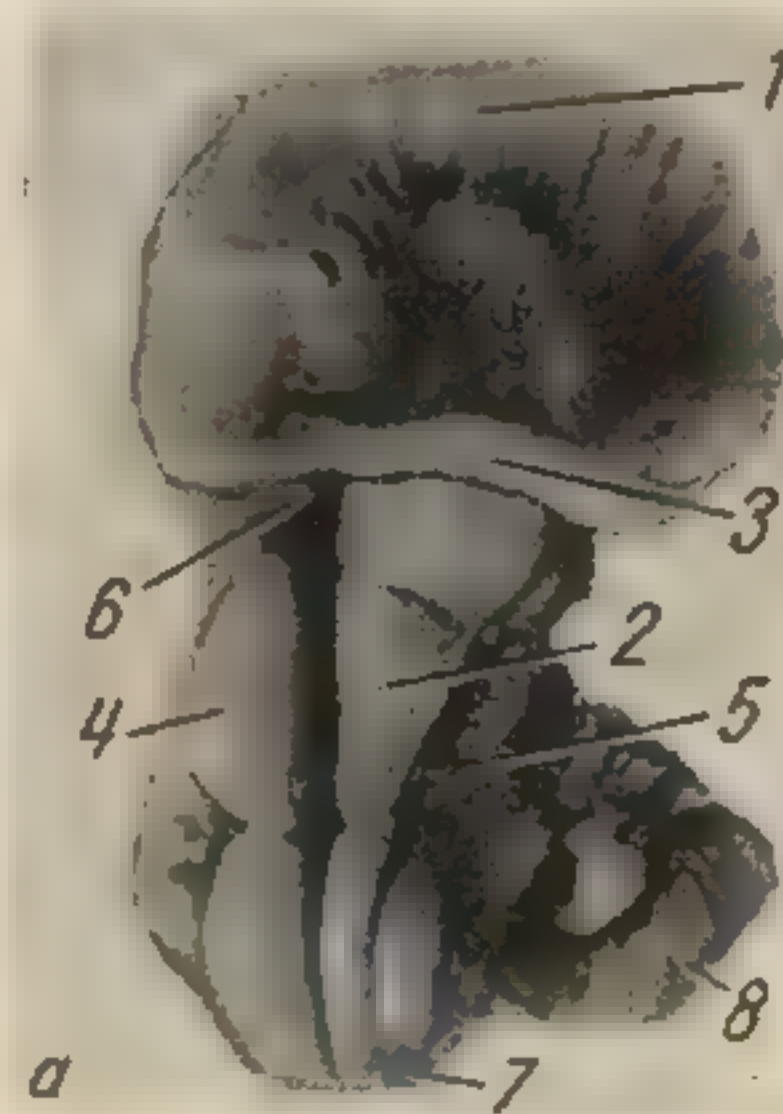


Рис. 135. Развитие пирамидного пути.

a — мозг плода 7 месяцев: 1 — волокна внутренней капсулы; 2 — волокна пирамидного пути; 3 — зрительный тракт; 4 — варолиев мост; 5 — волокна средней ножки мозжечка; 6 — сосцевидное тело; 7 — продолговатый мозг; 8 — мозжечок; 6 — мозг взрослого: 1 — волокна внутренней капсулы; 2 — волокна пирамидного пути; 3 — зрительный тракт; 4 — варолиев мост; 5 — волокна средней ножки мозжечка; 6 — сосцевидное тело; 7 — продолговатый мозг; 8 — мозжечок; 9 — передняя спайка.

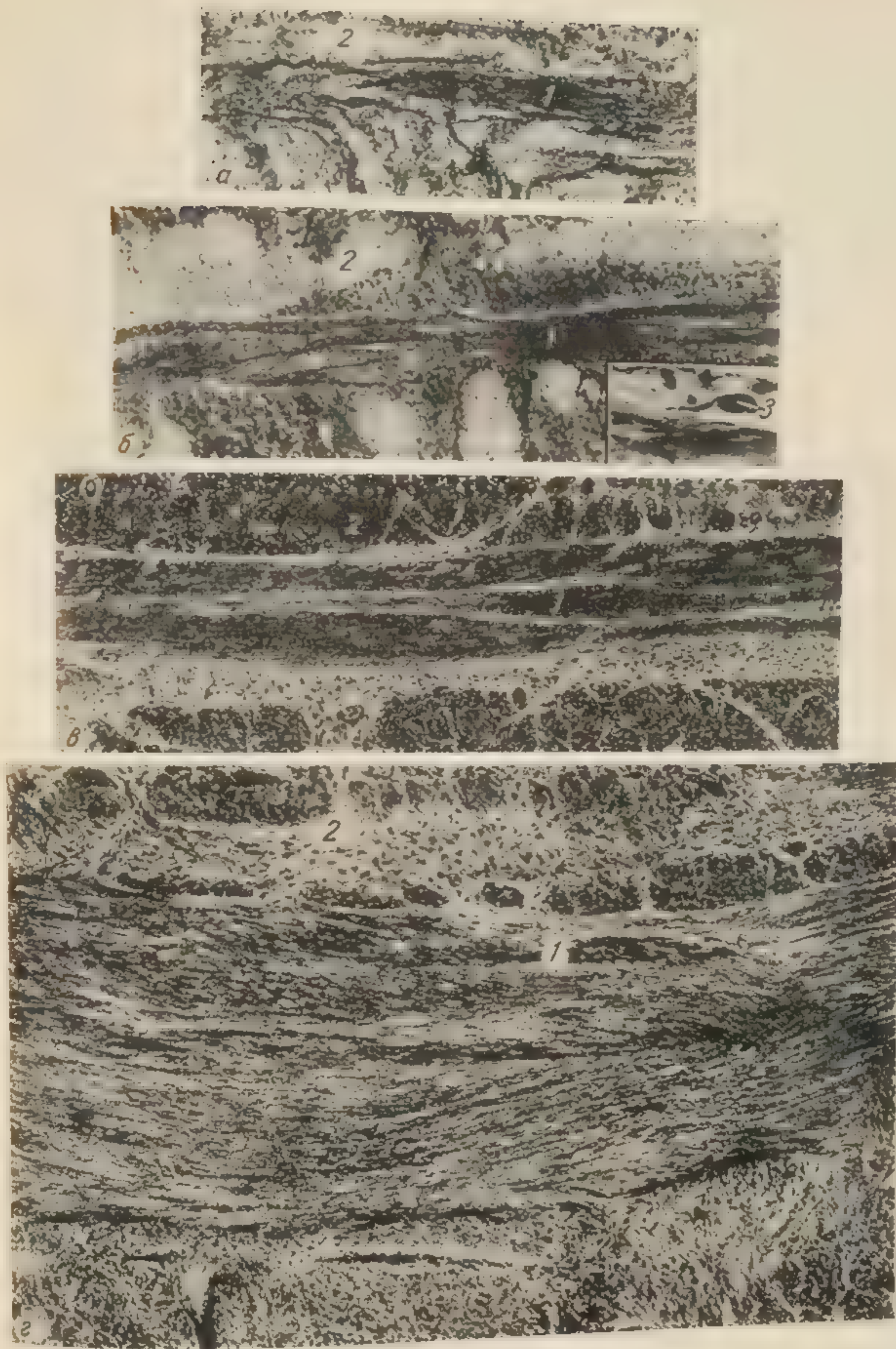


Рис. 136. Развитие пирамидного пути.

а — мозг плода 7 месяцев: 1 — волокна пирамидного пути; 2 — базальные ядра моста; б — мозг ребенка 18 дней: 1 — волокна пирамидного пути; 2 — базальные ядра моста, увел. 100; 3 — связь базальной клетки моста с пирамидным путем, ок. 7. об. 90; в — мозг ребенка 2 года: 1 — волокна пирамидного пути; 2 — базальные ядра моста, увел. 100; г — мозг взрослого: 1 — волокна пирамидного пути; 2 — базальные ядра моста, модификация Бильшовского—Гросс, ув. 100.



Рис. 137. Связь зрительного тракта с корой затылочной доли. Мозг плода 6 месяцев.
1 — зрительный тракт; 2 — волокна, связывающие зрительный тракт с корой; 3 — наружное коленчатое тело; 4 — зрительная лучистость; 5 — затылочная доля; 6 — лобная доля.

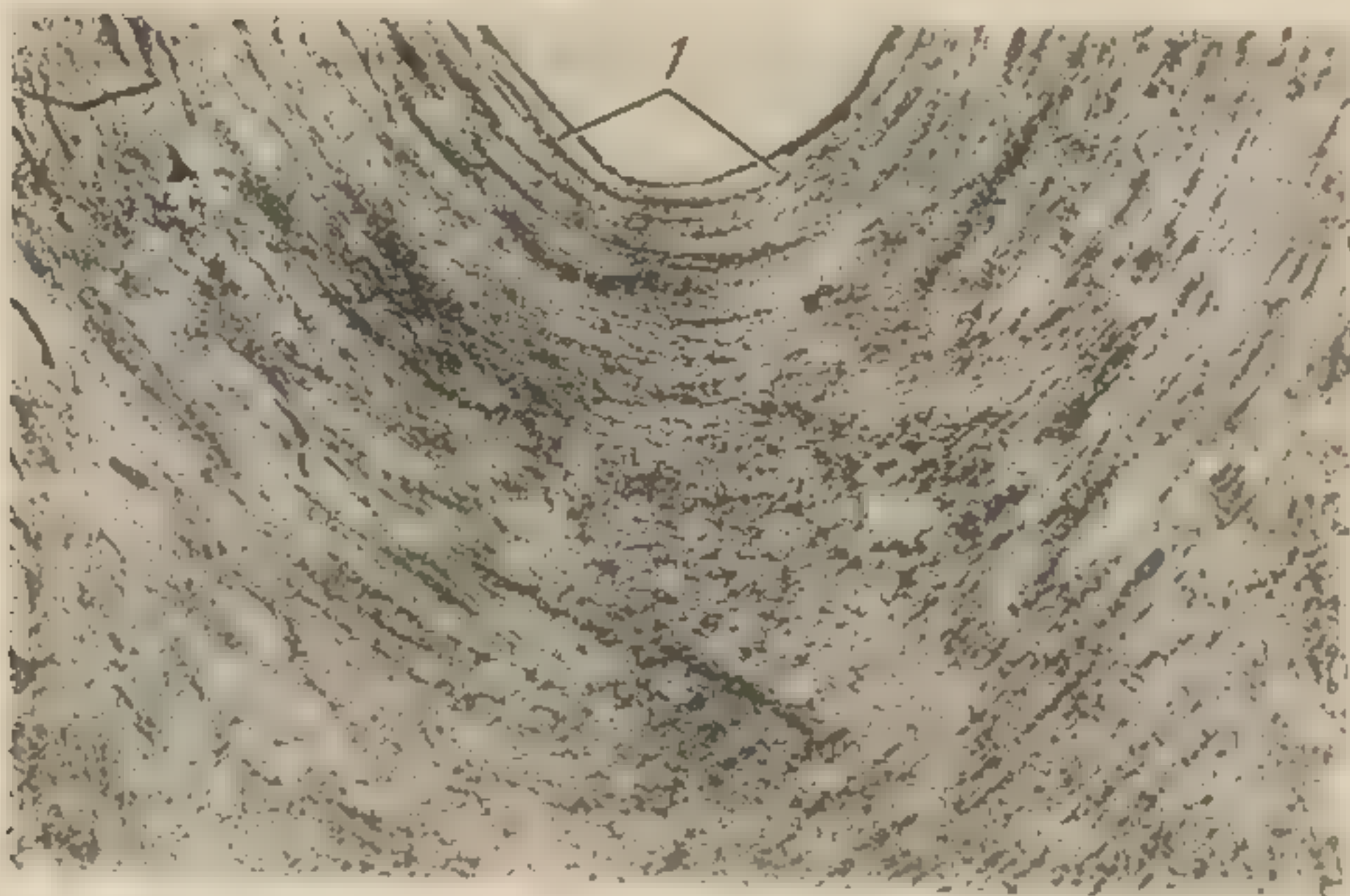


Рис. 138. Прямая связь зрительных нервов.
Мозг ребенка 1 месяца: 1 — волокна, связывающие зрительные нервы.

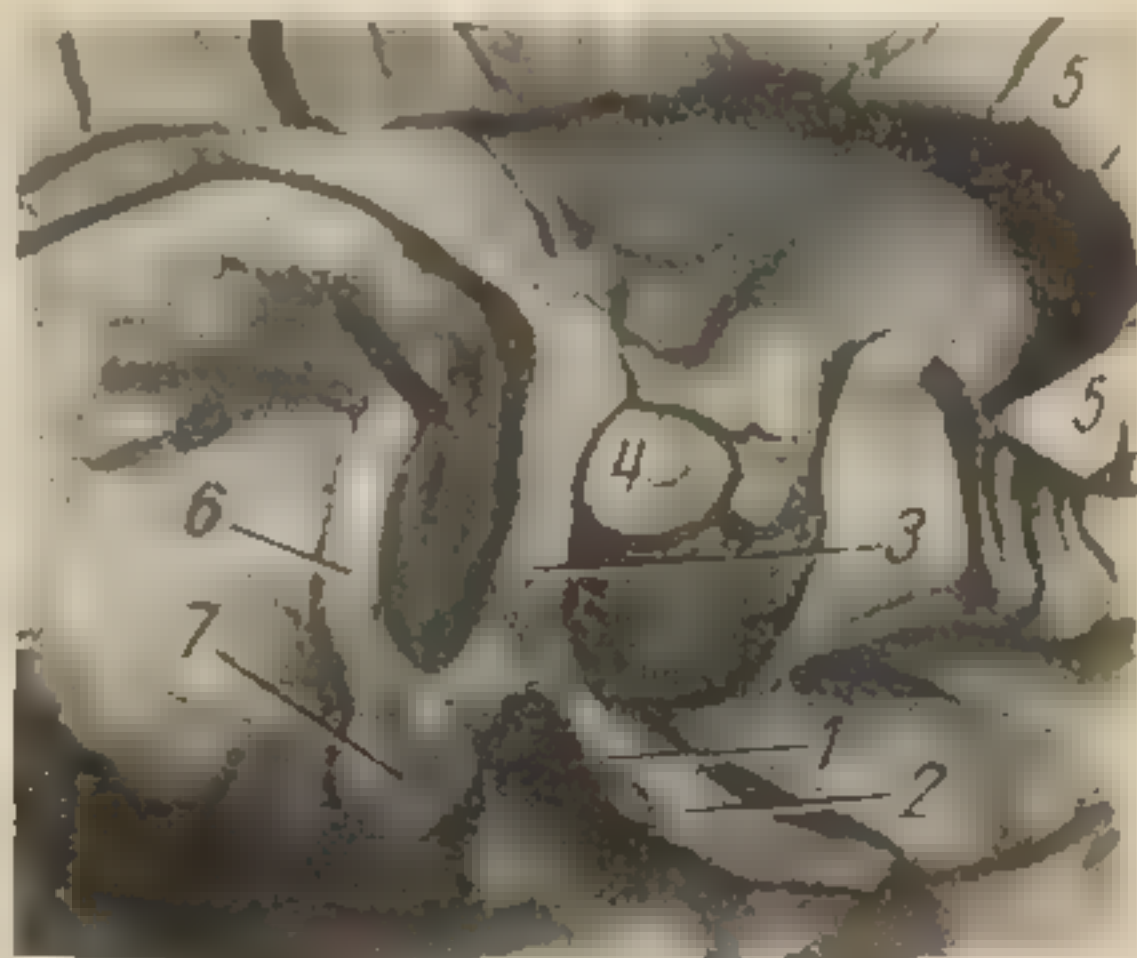


Рис. 139. Связь зрительного тракта со сводом.
Мозг ребенка 7 лет: 1 — волокна, связывающие зрительный тракт со сводом; 2 — хиазма и начальный отдел зрительного тракта; 3 — свод; 4 — разрез передней спайки; 5 — мозолистое тело; 6 — пучок Вика д'Азира; 7 — сосцевидное тело.

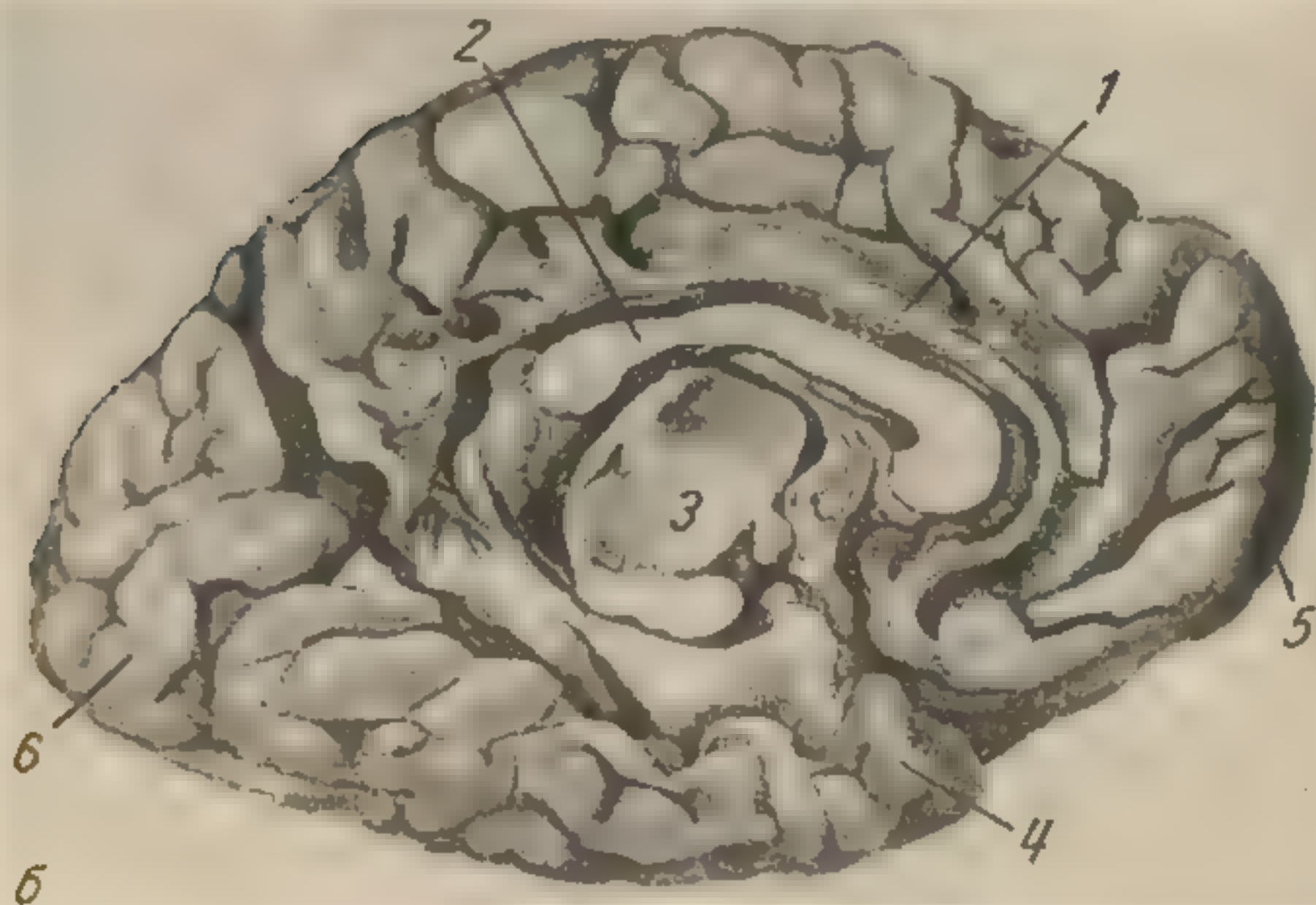
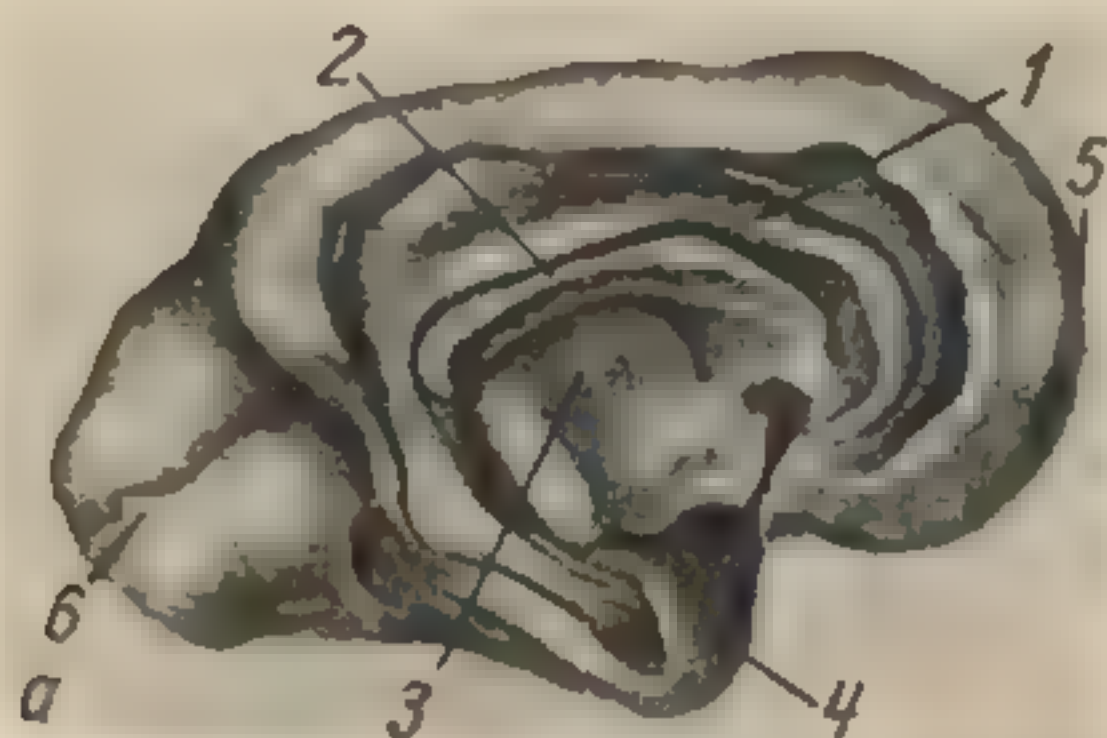


Рис. 140. Развитие поясного пучка.

а — мозг плода 6 месяцев: 1 — поясной пучок; 2 — мозолистое тело; 3 — зрительный бугор; 4 — височная доля; 5 — лобная доля; 6 — затылочная доля; б — мозг ребенка 2 лет: 1 — поясной пучок; 2 — мозолистое тело; 3 — зрительный бугор; 4 — височная доля; 5 — лобная доля; 6 — затылочная доля; в — мозг взрослого: 1 — поясной пучок; 2 — мозолистое тело; 3 — зрительный бугор; 4 — височная доля; 5 — лобная доля; 6 — затылочная доля; 7 — разрез передней спайки; 8 — сосцевидное тело; 9 — пучок Вик д'Азира.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллаходжаева М. Содержание белковых сульфгидрильных групп в микро-структурах кожно-двигательного анализатора кролика в онтогенезе. Тр. 1-й конф. молодых научн. сотрудников москов. морфол. лабораторий. М., 1959, 29—32.
- Абовян В. А. Особенности развития клеточной структуры коры средней височной подобласти у человека. Журн. невропатол. и психиат., 1957, Прил., 37—39.
- Абовян В. А., Глезер И. И. и Мохова Т. М. Структура центральной и переходных зон коркового конца слухового анализатора человека в процессе онтогенеза. В сб.: Структура и функция анализатора человека в онтогенезе. Тр. расширенной конф. Ин-та мозга, под ред. С. А. Саркисова. М., 1961, 202—210.
- Агейченко Ф. Е. Возрастные особенности строения белого вещества мозга (Островки эмбриональных клеток). Арх. пат., 1947, 5, 45—52.
- Агеева-Майкова О. Г., Благовещенская Н. С. Случай двустороннего поражения кортико-бульбарных путей в полушариях головного мозга. Вопр. нейрохир., 1949, 6, 48—50.
- Адрианов О. С. К вопросу о морфофизиологических особенностях корковой ядерной зоны двигательного анализатора. Журн. высш. нервн. деят., 1952, 3, 358—372.
- Айрапетьянц Э. Ш. Опыт сравнительного изучения принципа замещаемости в межанализаторной интеграции. В кн.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов, в. 1. Л., 1960, 9—40.
- Амченкова А. М. Распределение аминокислот в микроструктурах кожно-двигательного анализатора кошки. В кн.: Гистохимические методы в нормальной и патологической морфологии, под ред. В. В. Португалова и А. И. Струкова. М., 1958, 61—80.
- Анохин П. К. Функциональная система, как основа интеграции нервных процессов в эмбриогенезе. Сб. докладов VI Всесоюз. съезда физиологов. Тбилиси, 1937, 148.
- Анохин П. К. Системогенез, как общая закономерность эволюционного процесса. Бюлл. exper. биол. и мед., 1948, XXVI, 2, 81—99.
- Анохин П. К. Общие принципы развития функций в эмбриогенезе. Тез. докл. Совещ. по проблеме индивидуального развития сельскохозяйственных животных. Киев, 1956.
- Анохин П. К. Роль ориентировочно-исследовательской реакции в образовании условного рефлекса. В кн.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность. М., 1958, 9—20.
- Арутюнова А. С. Рост слуховой коры и внутреннего коленчатого тела в онтогенезе человека. Докл. АН СССР, 1951, 78, 3, 609—611.
- Арутюнова А. С. Проекция внутреннего коленчатого тела на кору височной доли. Вопр. нейрохир., 1956, 1, 23—29.
- Аршавский И. А. О физиологическом значении и механике регуляции внутриутробных дыхательных движений. Физиол. журн. СССР, 1946, 32, 4, 495—504.
- Аршавский И. А. Физиологические механизмы преобразования функций в онтогенезе. Журн. общей биол., 1948, IX, 1, 31—45.
- Аршавский И. А. Физиология кровообращения во внутриутробном периоде. М., 1952.
- Астахова А. Т. и др. О появлении борозд и извилин коры головного мозга человека в эмбриогенезе. Сб. науч. работ Красноярск. гос. мед. ин-та, 1958, 5, 61—62.
- Аствацатуров М. И. Клинические и экспериментально-психологические исследования речевой функции. Дисс. СПб., 1908.

- Б а б а к О. М. Верхняя теменная область мозга шимпанзе и орангутанга. В кн.: Развитие центральной нервной системы, под ред. С. А. Саркисова и Н. С. Преображенской. М., 1959, 139—155.
- Б а б а к О. М. Развитие нервных окончаний в мышцах руки. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе, под ред. С. А. Саркисова. М., 1961, 275—281.
- Б а б а я н С. А. Эфферентные пути теменной области коры мозга собаки. Автореф. дисс. М., 1955.
- Б а б а я н С. А. Эфферентные пути теменной области коры мозга собаки. Изв. АН Армянск. ССР, Биол. и сельскохозяйств. науки, 1957, X, 6, 75—82.
- Б а б а я н С. А. Условнорефлекторная деятельность собак до и после двухстороннего удаления коры теменной области. Бюлл. exper. биол. и мед., 1961, 51, 2, 9—13.
- Б а л а ш о в а Е. Г. Развитие вестибулярного анализатора. В кн.: Проблема развития мозга и влияние на него вредных факторов, под ред. Б. Н. Косовского. М., 1960, 112—120.
- Б а р а ш к о в В. Е. Макро-микроскопическое исследование хода языко-глоточного нерва в стволовой части мозга. Тез. докл. 1-й Белорусской конф. анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов. Минск, 1954, 21—22.
- Б а р б а ш е в а З. И. Роль различных анализаторов в образовании условных связей на условные раздражители у детей раннего возраста. В сб.: Вопросы возрастной физиологии ребенка. Изв. АПН РСФСР, 1955, 75, 71—84.
- Б е л е н к о в Н. Ю. О функции некоторых анализаторов у животных после удаления коры больших полушарий. Журн. высш. нерв. деят., 1957, 2, 291—298.
- Б е л о в а Т. П. Архитектоника прецентральной области коры головного мозга высших обезьян и человека. Сов. антропол., 1958, 3, 57—70.
- Б е х т е р е в В. М. Ueber die innere Abtheilung des Strickkörpers und den achten Hirnnerven. Neurol. Cbl., 1885, 4, 145—147.
- Б е х т е р е в В. М. Физиология двигательной области мозговой коры. Арх. психиат., неврол. и судеб. психопатологии, 1887, 9, 2 и 3; 10, 1.
- Б е х т е р е в В. М. Мозговые полушария. В кн.: Основания к изучению микроанатомии человека и животных, под ред. М. Д. Лавдовского и Ф. В. Овсянникова, т. 2. СПб., 1888, 905—933.
- Б е х т е р е в В. М. Заднее двухолмие как центр слуха, голоса и отраженных движений. Неврол. вестн., 1895, 3, 2, 63—74.
- Б е х т е р е в В. М. Проводящие пути спинного и головного мозга. ч. 1—2, СПб., 1895—1898.
- Б е х т е р е в В. М. О слуховых центрах в коре полушарий. Неврол. вестн., 1899, 7, 3, 138—154; Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1899, Suppl.—Bd., S. 391.
- Б е х т е р е в В. М. Основы учения о функциях мозга. в. V, VII, СПб., 1905, 1907.
- Б е х т е р е в В. М. и Щ е л о в а н о в Н. М. К обоснованию генетической рефлексологии. В сб.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной деятельности, в. I, 1925, 116—132.
- Б е ц В. А. Два центра в корковом слое человеческого мозга. Московск. врач. вестн., 1873—1874, 25; 4—6; Zbl. f. med. Wissenschaft, 1874, 12, 37 и 38.
- Б е ц В. А. О подробностях строения мозговой корки человека. Мед. обозр., 1882, 18, 2, 413—423. Zbl. f. d. ges. med. Wissenschaft, 1881, 19, 11, 12, 13.
- Б е ц В. А. Анатомические и гистологические исследования. М., 1950, 229—240.
- Б л и н к о в С. М. Вариабельность строения коры большого мозга. Височная область. Тр. Ин-та мозга, под ред. С. А. Саркисова и И. Н. Филимонова. т. 2, 3—4, 5, М., 1936—1940.
- Б л и н к о в С. М. Височная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека, под ред. С. А. Саркисова, И. Н. Филимонова и Н. С. Преображенской, М., 1949, 344—380.
- Б л и н к о в С. М. Лимбическая область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, 390—401.
- Б л и н к о в С. М. Особенности строения большого мозга человека. Височная доля человека и обезьян. М., 1955.
- Б л и н к о в С. М., Б р о з о в с к а я Ф. А. О длинных ассоциативных системах связей между лобной и височной долями. В кн.: Проблемы современной нейрохирургии. Т. I, М., 1957, 41—61.

- Блишков С. М., Мохова Т. М. Развитие височно-теменно-затылочной подобласти человека. Журн. невропатол. и психиатр. 1956, 12, 970—971.
- Блох Л. С. Возрастные особенности дифференцировочного торможения. В кн.: Опыт систематического экспериментального исследования онтогенетического развития корковой динамики человека, сб. V. М., 1940, 177—188.
- Блуменгау Л. В. Мозг человека. М., 1925.
- Боровский М. А. Постэмбриональное развитие коры мозжечка у человека. Сб. трудов, посвящ. 40-летию деят. проф. В. Н. Тонкова. 1937, 384—411.
- Боровский М. А. Эмбриональное и постэмбриональное развитие коры передней центральной извилины у человека и постэмбриональное развитие двигательной зоны коры головного мозга у кошки. Сообщ. 1, 2, 3 и 4. Арх. биол. наук, 1936, т. 43; 1937, т. 44; 1937, т. 47, в. 1 и 2.
- Бразовская Ф. А. Корково-мостовые пути. Автореф. дисс. М., 1951.
- Бразовская Ф. А. Топография проводящих путей, связывающих у человека корковые поля височной, теменной и затылочной областей коры большого мозга с варолиевым мостом. Вопр. нейрохир., 1953, 2, 22—29.
- Бронштейн А. И., Антонова Т. Г. и др. О развитии функций анализаторов у детей и некоторых животных в ранней стадии онтогенеза. В кн.: Проблемы эволюции физиологических функций. М.—Л., 1958, 151—165.
- Бронштейн А. И. и Петрова А. В. Исследование звукового анализатора новорожденных и детей раннего грудного возраста. Журн. высш. нервн. деят., 1952, 2, 333—343.
- Быков В. Д. Исследования возрастных и типологических особенностей высшей нервной деятельности собак в онтогенезе. Автореф. дисс. М., 1958.
- Быков К. М. Собака с перерезанным corpus callosum. Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. I, в. 2—3. М.—Л., 1924, 47—59.
- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. М.—Л., 1947.
- Бэр К. М. (1828). История развития животных. М.—Л., 1950.
- Валькер Ф. И. (Ред.). Топографо-анатомические особенности раннего детского возраста. Сб. статей, в. I. М.—Л., 1936.
- Васнецов В. В. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. Зоол. журн., 1940, XXV, в. 3.
- Васнецов В. В. Этапы развития костистости рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953.
- Васютина А. И. Изменение пространственной оценки движений у детей дошкольного и школьного возраста. Тр. 2-й науч. конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., 1955, 279—286.
- Вахрамеева И. А. К вопросу об особенностях развития двигательного анализатора ребенка первых месяцев жизни. В кн.: Материалы по эволюционной физиологии, под ред. Л. А. Орбели, т. IV. М.—Л., изд. АН СССР, 1960, 5—13.
- Вендерович Е. Л. Новые данные о ходе чувствительной, слуховой и зрительной систем в гемисфере и о необходимости хирургического обследования и воздействия на внутрибрюшную кору при операциях на кортикальных проекционных зонах. Петроград, 1916.
- Вендерович Е. Л. Sind die sensorischen corticalen Projektionszonen compact oder diffus? Lassen sie sich bei territorial begrenzten operativen Eingriffen völlig exsternieren? Stellt die Rinde der Grossen Hemisphären der einzigen Ort für die Formierung der Bedingte Reflexe vor? Mschr. f. Psych. u. Neurol., 1933, 85, 145—165.
- Верхутина-Васютина А. И. Органы чувств в онтогенезе. Изв. АПН РСФСР, М., 1958, 97, 421—507.
- Винников Я. А. и Титова Л. К. Морфология органа обоняния. М., 1957.
- Власова Т. А. О влиянии нарушения слуха на развитие ребенка. К вопросу комплектования вспомогательных школ. М., 1954.
- Войно М. С. Цито- и миелоархитектонические особенности полей двигательной области в постнатальном онтогенезе человека. Вопр. антропол., 1960, 3, 12—32.
- Войно М. С. (1958). Миелинизация коры двигательной области мозга человека в постнатальном онтогенезе. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 264—274.
- Войно-Ясенецкий А. В. и Мелик-Парсаданян М. С. Генерализованные и двигательные реакции у новорожденных детей. Изв. АПН РСФСР, М., 1955, 75, 11—17.

- Волохов А. А. Закономерности онтогенеза нервной деятельности в свете эволюционного учения. М.—Л., СССР, 1951.
- Волохов А. А. Сравнительное исследование высшей нервной деятельности животных в онтогенезе. Тр. 1-й науч. конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., изд. АПН РСФСР, 1954.
- Волохов А. А. Сравнительно-физиологическое изучение безусловных и условных рефлексов в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1959, 1, 52—62.
- Волохов А. А. и Никитина Г. М. Закономерности формирования высшей нервной деятельности в онтогенезе. В кн.: Проблемы физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л., 1963, 75—96.
- Волохов А. А. и Пронин Л. А. Изменение двигательных и вегетативных функций у плодов кролика после исключения высших отделов мозга. В сб.: Вопросы физиологии и патологии центральной нервной системы человека и животных в онтогенезе, под ред. В. В. Парина, А. А. Волохова и др. М., 1961, 49—56.
- Волохов А. А. и Стакалич Е. П. Данные о рефлекторной деятельности животных в период эмбрионального развития. В кн.: V Совещ. по физиологическим проблемам. Л., 1939, 17—20.
- Воронин Л. Г. К вопросу о развитии безусловных и условных рефлексов у новорожденных детенышей макаков-резусов. Физиол. журн. СССР, 1948, 3, 333—338.
- Вул И. М. О закономерностях индивидуального развития нервной деятельности. В кн.: VII Всесоюз. съезд физиологов, биохимиков и фармакологов. Доклады. М., 1947, 133—136.
- Вул И. М., Власова В. Н. и Никита Г. А. О формировании функций некоторых анализаторов в раннем онтогенезе. Тез. докл. VIII Всесоюз. съезда физиологов, биохимиков, фармакологов, М., 1955, 152—153.
- Гавашели О. А. Макроструктура зубчатого ядра мозжечка человека в возрастном аспекте. Автореф. дисс., М., 1953.
- Галевский А. Я. О вестибулярн. нистагме у новорожденных. Журн. ушных, носов. и горлов. бол., 1926, VI, 623.
- Гарцштейн Н. Г. О возрастных особенностях условного торможения у детей. В кн.: Опыт систематических исследований условнорефлекторной деятельности ребенка, сб. 1. М.—Л., 1930.
- Герштейн Л. М. Распределение тиоловых соединений белковой природы в микро-структурах кожно-двигательного анализатора кошки. В кн.: Гистохимические методы в нормальной и патологической морфологии. М., 1958, 81—95.
- Гершун Г. В. Общие результаты исследования деятельности звукового анализатора человека при помощи разных реакций. Журн. высш. нервн. деят., 1957, 2, 13—24.
- Гершун Г. В. и др. Изменения электрических ответов слуховой системы при различных формах высшей нервной деятельности. В кн.: Электроэнцефалографические исследования высшей нервной деятельности. М., 1962, 110—118.
- Голубева Е. Л. Условные рефлексы новорожденной морской свиньи. Арх. биол. наук, 1939, 54, 1, 132—142.
- Голубева Е. Л. Морфологическая характеристика сосательного рефлекса в эмбриогенезе человека. В кн.: Вопросы физиологии и патологии центральной нервной системы человека и животных в онтогенезе. М., 1961, 172—180.
- Голубева Е. Л. Морфофизиологические корреляции в развитии сосательного рефлекса в эмбриогенезе человека. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 289.
- Голубева Е. Л., Шулейкина К. В. и Вайнштейн И. И. Развитие рефлекторной и спонтанной активности плода человека в процессе эмбриогенеза. Журн. Акуш. и гинек. 1959, 3, 59—62.
- Грант Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. Пер. с англ., М., 1957.
- Гринштейн А. М. Висцеральные функции коры головного мозга. Невропатол. и психиатр., 1945, XIV, 3, 11—16.
- Гринштейн А. М. Пути и центры, М., 1946.
- Гринштейн А. М. Вегетативные функции коры головного мозга. Ж. Невропатол. и психиатр., 1958, 4, 385—393.
- Гун Цзин-Чжун. Возрастная анатомия нижней ножки мозжечка. Автореф. дисс. М., 1956.
- Гундобин Н. П. Особенности детского возраста. СПб., 1906.

- Гуревич М. О. и Минаева В. М. Верхняя теменная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга, под ред. С. А. Саркисова, И. Н. Филимонова и Н. С. Преображенской. М., 1949, 273—284.
- Гутнер И. И. К вопросу об онтогенезе и структуре коры больших полушарий мозга. Сообщ. I. Развитие коры задней центральной области у человека. Бюлл. exper. биол. и мед. 1945, XX, 1—2, 23—25.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. Пер. с англ. М.—Л., 1937.
- Дашковская В. С. Первые условные реакции у новорожденных детей в норме и при некоторых патологических состояниях. Журн. высш. нервн. деят., 1953, 2, 247—259.
- Дегтярь Е. Н. Изучение развития ориентировочного рефлекса в онтогенезе ребенка. Тр. IV научн. конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1960, 73—76.
- Деканосидзе Т. И. Структурные и некоторые функциональные изменения нервной системы в онтогенезе у собак. Автореф. дисс. М., 1955.
- Денисова М. П. и Фигурин Н. Л. Опыт рефлексологического изучения новорожденного. В сб.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы. Госиздат, 1925.
- Денисова М. П. и Фигурин Н. Л. К вопросу о первых сочетательных рефлексах у грудных детей. В кн.: Вопросы генетической рефлексологии, 1. Л., 1929.
- Денисова М. П. и Фигурин Н. Л. Ранние условные рефлексы у грудных детей. По данным мигательной методики. Сов. педнат., 1935, 6, 96—108.
- Дешин А. А. К вопросу об эволюции коры мозга. Развитие центральной области коры (Островок Рейля) и ее покровы у человека, приматов и хищных. Антропол. журн., 1934, 1—2.
- Дешин А. А. Краткий очерк учения о проводящих путях спинного и головного мозга и вегетативной нервной системы. Глава в кн.: Д. Н. Зернов. Руководство по описательной анатомии человека, т. 2, 13-е изд., под ред. А. А. Дешина. М.—Л., 1938, 340—432.
- Дзугаева С. Б. Внутривольный ход лицевого и тройничного нервов. Вопр. нейрохир., 1941, V, 4, 30—32.
- Дзугаева С. Б. Макроскопическое исследование ассоциационных, комиссуральных и зрительно-бугрово-корковых путей головного мозга человека. Докт. дисс., М., 1949.
- Дзугаева С. Б. О прямых связях зрительного тракта с корой головного мозга. Журн. высш. нервн. деят., 1958, 6, 942—944.
- Дзугаева С. Б. Анатомический субстрат парной деятельности больших полушарий мозга в возрастном аспекте. В кн.: Тр. 3-й науч. конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1959, 394—400.
- Дзугаева С. Б. Топографо-анатомические взаимоотношения ретикулярной формации и проводящих путей мозга в сравнительно-анатомическом ряду. В кн.: Структура и функция ретикулярной формации и ее место в системе анализаторов, под ред. С. А. Саркисова. М., 1959, 12—26.
- Дзугаева С. Б. Топография пирамидного пути. В кн.: Вопросы морфологии нервной системы, под ред. В. Н. Терновского. М., 1960, 47—51.
- Дзугаева С. Б. Топография зрительной лучистости головного мозга человека в возрастном аспекте. В кн.: Вопросы морфологии нервной системы. М., 1960, 40—46.
- Долин А. И., Змановский Ю. Ф., Зыкова О. П. и Шишкова В. Н. Особенности формирования безусловных и условных рефлексов. Терморегуляция у новорожденных детей в раннем онтогенезе. В кн.: Вопросы физиологии и патологии центральной нервной системы человека и животных в онтогенезе. М., 1961, 10—18.
- Жукова Г. П. К вопросу о развитии коркового конца двигательного анализатора. Арх. анат., 1953, 1, 32—38.
- Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М.—Л., 1941.
- Зазыбин Н. И. Эмбриогенез периферической нервной системы. Иваново, 1936.
- Захидов Х. З. Топографо-анатомические взаимоотношения тройничного нерва в стволовой части головного мозга в возрастном аспекте. Автореф. дисс. М., 1955.

- Зворыкин В. П. Некоторые особенности ближайшей подкорки слухового анализатора в сравнительно-анатомическом ряду млекопитающих. *Арх. анат.*, 1952, 2, 10—17.
- Зворыкин В. П. Внутреннее коленчатое тело и острота слуха. *Арх. анат.*, 1954, 1, 22—35.
- Зеленый Г. П. Собаки без полушарий большого мозга. *Изв. СПб., биол. лабор.*, 1913, XIII, 2, 46—47.
- Зернов Д. Н. Индивидуальные типы мозговых извилин у человека. М., 1877.
- Золенкова Е. Г., Никитина Г. М. Некоторые данные об ориентировочном рефлексе ■ раннем постнатальном периоде у низших обезьян. *Журн. высш. нервн. деят.*, 1959, 6, 858—864.
- Зурабашвили А. Д. К проблеме онтогенеза зрительных бугров человека. (*Thalamus opticus*). Классификация ядер. *Сов. невропатол., психиат. и психогигиена*, 1934, III, 11—12, 26—44.
- Зурабашвили А. Д. Об эмбриональном развитии коры большого мозга человека и некоторые сравнительно-анатомические данные. Тбилиси, 1946.
- Иваницкий А. М. К вопросу о соотношении между развитием функции и структуры коры головного мозга в онтогенезе. *Сообщ. 1—3. Бюлл. exper. биол. и мед.*, 1958, 46, 7, 27; 8, 118; 10, 87.
- Иванов-Смоленский А. Г. (ред.). Опыт систематического исследования условно-рефлекторной деятельности ребенка. Сб. I, М., 1930.
- Иванов-Смоленский А. Г. Экспериментальное исследование высшей нервной деятельности ребенка. *Физиол. журн. СССР*, 1935, XIX, I, 133—140.
- Иванов-Смоленский А. Г. Опыт систематического экспериментального исследования онтогенеза корковой динамики. В кн.: *Опыт систематического эксперимен. исследов. онтогенетического развития корковой динамики человека*. М., 1940, 268—278.
- Иванов-Смоленский А. Г. Об изучении типов высшей нервной деятельности животных и человека. *Журн. высш. нервн. деят.*, 1953, 1, 36—54.
- Иванов-Смоленский А. Г. Пути развития экспериментального исследования работы и взаимодействия первой и второй сигнальных систем. *Тр. Ин-та высшей нервной деятельности. Сер. патофизиол.*, т. 2, М., 1956, 3—20.
- Иржанская К. М., Фельбербаум Р. А. Некоторые данные об условно-рефлекторной деятельности недоношенных детей. *Физиол. журн. СССР*, 1954, 6, 668—672.
- Итина Н. А., Макарова В. В., Малаховская Д. Б. Исследование взаимодействия условных и безусловных рефлексов в процессе развития ребенка. *Изв. АПН РСФСР*, 1955, 75, 37—45.
- Калинина Е. И. Формирование и эмбриональный гистогенез спинного мозга кролика в связи с развитием двигательной функции. *Арх. анат.*, 1956, 2, 22—29.
- Капустник О. П. О дифференцировочном торможении и его возрастных и типологических особенностях у детей. *Тр. Лабор. физиологии высш. нервн. деят. ребенка*. М.—Л., 1930, 1, 115—132.
- Касаткин Н. И. Развитие слуховых и зрительных условных рефлексов и их дифференцировок у младенцев. *Сов. педиатр.*, 1935, 8, 127—137.
- Касаткин Н. И. Хроаксия кожи младенцев. II кн.: *Первая сессия Моск. об-ва физиологов, биохимиков и фармакологов*. Сб. докладов. М.—Л., 1941, 105—106.
- Касаткин Н. И. Ранние условные рефлексы в онтогенезе человека. М., 1948.
- Касаткин Н. И. Очерк развития высшей нервной деятельности у ребенка раннего возраста. М., 1951.
- Касаткин Н. И., Мирзоянц Н. С. и Хохитва А. П. Об ориентировочных условных рефлексах у детей первого года жизни. *Журн. высш. нервн. деят.*, 1953, 2, 192—202.
- Касаткин Н. И. Условно-рефлекторная деятельность маленького ребенка. В кн.: *Учение И. П. Павлова ■ теоретической и практической медицине*, в. 2, М., 1953, 507—530.
- Касьяненко Б. С. Закономерности приспособительных преобразований суставов конечностей млекопитающих. *Зоол. журн.*, 1956, 35, 3.
- Касьянов В. М. Изменение высшей нервной деятельности собаки при экспериментальном разрушении заднелимбических областей коры головного мозга (Физиологическая характеристика). Дисс. М., 1947.

- Касьянов В. М. Физиологическое значение лимбической области мозга. В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности, под ред. П. К. Анохина. М., 1949, 223—271.
- Кекчеев К. Х. и Белова Т. И. О возрастных изменениях остроты проприорецепции. В кн.: Проблемы нервной физиологии и поведения. Тифлис, 1936, 209—212.
- Клосовский Б. Н. и Касаткин Н. И. Развитие вестибулярного нистагма у человека и животных. Арх. биол. наук, 1935, 38, 711—718.
- Клосовский Б. Н. Основные данные о развитии мозга ребенка. М., 1949.
- Клосовский Б. Н. Циркуляция крови в мозгу. М., 1951.
- Клосовский Б. Н. К вопросу о структуре связи коры и подкорковых образований и о функциональном значении последних. Тез. докл. научн. конф. отделений клинической медицины и медико-биол. наук АМН СССР. М., 1956.
- Клосовский Б. Н. К вопросу о структуре связей в мозгу. Вопр. нейрохир., 1958, 4, 3—12.
- Клосовский Б. Н. и Космарская Е. Н. Деятельное и тормозное состояние мозга. М., 1961.
- Ковалевский А. О. (1871). Эмбриологические исследования червей и членистоногих. В кн.: Ковалевский А. О. Избранные произведения. М., 1951, 123—266. Mémoires de l'Academ. de Sci. de St.-Petersbourg, 1871, VII, Sér. XVI, 12.
- Коган А. Б. Возрастные особенности порогов понимания речи у детей. Тр. Гос. научн.-исслед. ин-та уха, горла и носа. М., 1955, 237—350.
- Козин Н. И. О корковом анализе кинестетических раздражений на различных возрастных ступенях. В кн.: Опыт систематического экспериментального исследования онтогенетического развития корковой динамики человека, сб. V. М., 1940, 225—238.
- Кольцова М. М. О возникновении и развитии второй сигнальной системы у ребенка. Тр. Физиол. ин-та им. И. П. Павлова, т. IV. М.—Л., 1949, 49—101.
- Кольцова М. М. Материалы по изучению формирования сигнальных систем деятельности у ребенка. Автореф. дисс. Л., 1953.
- Кольцова М. М. О формировании высшей нервной деятельности ребенка. М., 1958.
- Коновалов Н. В. Гепато-лентикулярная дегенерация. (Псевдосклероз. Болезнь Вильсона). Печень и мозг. М., 1948.
- Кононова Е. П. Лобная область взрослого человека. Тр. Ин-та мозга. М., 1938, 3—4, 213—274.
- Кононова Е. П. Развитие лобной области в период после рождения. Тр. Ин-та мозга. М., 1940, 5, 73—124.
- Кононова Е. П. Развитие лобной области в период внутриутробной жизни. Тр. Ин-та мозга. М., 1948, 6, 8—42.
- Кононова Е. П. Проводящие пути. В кн.: Многотомное руководство по неврологии, т. I, кн. 2. М., 1955, 185—190.
- Конорский Ю. и Миллер С. Условные рефлексы двигательного анализатора. Тр. физиол. лабор. им. И. П. Павлова, т. VI, 1. М.—Л., 1936, 119—281.
- Космарская Е. Н. Развитие коры 17 поля мозга эмбрионов человека во второй половине внутриутробной жизни. Арх. анат., 1958, 2, 30—38.
- Котляревский Л. И. Возрастные особенности замыкания простой двигательной условной реакции у детей. В кн.: Опыт систематического экспериментального развития корковой динамики человека. М., 1940, 5, 197—208.
- Красногорский Н. И. Опыт получения искусственных условных рефлексов у детей раннего возраста. Русск. врач, 1907, 36, 1245—1246.
- Красногорский Н. И. Условные рефлексы у детей. Тр. Об-ва русск. врачей в СПб, 1908, март-апрель-май, 376—379.
- Красногорский Н. И. О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализаторов в коре больших полушарий у собаки. Дисс. СПб., 1911.
- Красногорский Н. И. Развитие учения о физиологической деятельности мозга у детей (Статьи, доклады, лекции), Л., 1939.
- Красногорский Н. И. О некоторых возрастных особенностях физиологической деятельности коры головного мозга у детей. В кн.: Объединенная сессия, посвящ. 10-летию со дня смерти И. П. Павлова. М., 1948, 141—149.

- Красногорский Н. И. О типовых особенностях высшей нервной деятельности у детей. Журн. высш. нервн. деят. 1953, 2, 169—183.
- Красногорский Н. И. Труды по изучению высшей нервной деятельности человека и животных, т. 1. М., 1954.
- Красногорский Н. И. Высшая нервная деятельность ребенка. Л., 1958.
- Крылов О. А. Исследования ориентировочных и условных пищевых рефлексов у обезьян в онтогенезе. Тр. 3-й научн. конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1959, 117—124.
- Крыжановский С. Г. Принципы рекапитуляций и условия исторического понимания развития. В сб.: Памяти А. Н. Северцова, т. 1. М.—Л., 1939, 281—366.
- Крыжановский С. Г. Теоретические основы эмбриологии. Успехи сов. биол., 1950, 30, 3(6), 382—413.
- Крючкова А. П. и Островская И. М. О возрастных и индивидуальных особенностях высшей нервной деятельности детей первого года жизни. Журн. высш. нервн. деят., 1957, 1, 63—74.
- Кузнецова В. С. К вопросу изучения условнорефлекторной деятельности детей в возрасте от 2 до 5 лет. Автореф. дисс. М., 1952.
- Кукуев Л. А. Соотношение моторной зоны коры стриопаллидума в филогенезе млекопитающих. Дисс. М., 1940.
- Кукуев Л. А. Развитие стриопаллидума в фило- и онтогенезе. Невропат. и психиат., 1947, XVI, 5, 38—44.
- Кукуев Л. А. К вопросу об эволюции ядра двигательного анализатора и подкорковых узлов. Журн. высш. нервн. деят., 1953, 5, 465—773.
- Кукуев Л. А. О развитии ядра двигательного анализатора в онтогенезе человека. Тр. 2-й научн. конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., 1955, 38—46.
- Кукуев Л. А. Соотношение коркового конца двигательного анализатора и ближайшей подкорки в процессе развития у человека. Автореф. дисс. М., 1958.
- Кукуев Л. А. Об особенностях развития подкорковых образований двигательного анализатора человека. II кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, 102—109.
- Кукуев Л. А. О развитии двигательного анализатора в онтогенезе человека. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 257—263.
- Кулаковская Е. С. Наблюдения над чувством вкуса и обоняния новорожденных. Журн. по изучению раннего детского возраста, 1929, IX, 1.
- Кунаков А. А. Материалы к учению о формировании корковой части анализаторов у человека. Тез. докл. науч. конф. на тему: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1959, 38—40.
- Куневич В. Г. Возрастные особенности мышечного усиления и тонических рефлексов. Материалы 1-й научн. конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., 1952.
- Курепина М. М. Филогенез и онтогенез зрительного бугра. В кн.: Памяти акад. А. Н. Северцова, т. 2, ч. 1. М.—Л., 1940, 375—401.
- Курепина М. М. Онтогенез thalami optici человека. Тр. Ин-та мозга, под ред. С. А. Саркисова и И. Н. Филимонова, М., 1940, 5, 199—232.
- Курепина М. М. Взаимоотношение структурных образований (ядер и формаций) зрительного бугра в онтогенезе и филогенезе. Дисс. М., 1914.
- Лавдовский М. Д. Нервная ткань. В кн.: Основания к изучению микроскопической анатомии человека и животных, под ред. М. Д. Лавдовского и Ф. Л. Овсянникова, ч. 1, отд. 7. СПб., 1887, 319—328.
- Лагутин Н. И. Исследование центральных механизмов пищевых, оборонительных, ориентировочных и др. рефлексов при прямом электрическом раздражении разных пунктов головного мозга. Тез. докл. VIII Всесоюз. съезда физиологов, биохимиков, фармакологов. М., 1955, 365—367.
- Лазарев П. П. Об одном методе определения предельного возраста человека. Журн. приклад. физики, 1928, 5, 1, 81—85.
- Латышев В. А. К возрастным изменениям скелетной мускулатуры человека. Тр. 4-й науч. конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1960, 275—281.
- Левин Г. З. Онтогенез F. Rhinica в связи с цитоархитектонической дифференциацией коры. В кн.: Вопросы морфологии коры мозга, под ред. Л. Пинеса, 1936, 137—167.

- Левин Г. З. О развитии подушки зрительного бугра. В кн.: Проблемы морфологии нервной системы, под ред. Б. А. Долго-Сабурова. Л., 1956, 65—71.
- Левин С. Л. О высшей границе восприятия звуковых колебаний у детей, определяемой методом условных рефлексов. Вестн. рино-ларинго-отитологии, 1935, 5—6, 55—64.
- Леонтович Т. А. О тонком строении подкорковых узлов. Журн. невропатол. и психиатр., 1954, 2, 168—178.
- Либерзон Г. Я. К онтогенезу подкорковых узлов у человека. Невропатол. и психиатр., 1937, VI, 9, 21—47.
- Лисовская Г. М. Электроэнцефалографические исследования детей в норме и патологии. Журн. высш. нервн. деят., 1958, 4, 524—530.
- Лучанский Е. М. Некоторые вопросы возрастной морфологии инкапсулированных нервных окончаний. Тр. 4-й научн. конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии, под ред. А. А. Маркосяна. М., 1960, 237—243.
- Майоров Ф. П. Условные рефлексы у щенят различных возрастов. Арх. биол. наук, 1929, 29, 3, 341—366.
- Марусева А. И. О слуховой чувствительности детей в возрасте от 1½ до 2½ лет. Вестн. отоларингол., 1956, 2.
- Матвеев Б. С. О преобразовании функций в индивидуальном развитии животных. Зоол. журн., 1957, 36, 1, 4.
- Матвеев Б. С. Факторы, определяющие изменения онтогенеза в эволюции. Арх. анат., 1960, 3, 3—15.
- Маштак А. В. Развитие коры мозга у детей в области центральных извилин. Дисс. СПб., 1902.
- Минаева В. М. Постнатальный онтогенез верхней теменной области мозга человека. Тр. Ин-та мозга, М., 1948, 6, 77—107.
- Минаева В. М. Развитие ядра коркового конца кожного анализатора у человека после рождения. Тр. 2-й научн. конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., 1955, 56—65.
- Минаева В. М. Развитие постцентральной области мозга человека во внутриутробном периоде. Реф. докл. совещ. по вопросам физиологии и патологии нервной системы животных и человека ранних возрастных этапов развития. М., 1958, 35—36.
- Минаева В. М. К вопросу о развитии извилин, борозд и деления нервных клеток в коре головного мозга в онтогенезе человека. Тр. 3-й науч. конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1959, 387—394.
- Минаева В. М. Развитие верхней теменной области мозга человека в период до рождения. В кн.: Развитие центральной нервной системы, под ред. С. А. Саркисова и Н. С. Преображенской, М., 1959, 55—71.
- Минаева В. М. Строение коркового конца и подкорковых образований кожного анализатора в онтогенезе человека. В кн.: Структура и функция анализаторов в онтогенезе. М., 1961, 123—131.
- Мирзоянц Н. С. К вопросу о медленном ритме в электроэнцефалограмме у детей грудного возраста. Журн. высш. нервн. деят., 1958, 4, 531—536.
- Моисеева Н. А. Образование интеро- и экстероцептивных условных рефлексов в различные стадии онтогенеза. Журн. высш. нервн. деят., 1956, 3, 394—398.
- Мохова Т. М., Абовян В. А., Арутюнова А. С. и Бразовская Ф. А. Развитие височной области мозга человека. В кн.: Развитие центральной нервной системы, под ред. С. А. Саркисова и Н. С. Преображенской. М., 1959, 40—54.
- Мухтаров А. И. Возрастная анатомия внутристволовой части глазодвигательного нерва у человека. Автореф. дисс., М., 1963.
- Нелидов Н. П. Новые исследования по анатомии Рейлева островка головного мозга человека. Дисс. СПб., 1911.
- Неманов Ц. П. Наиболее положительные и отрицательные защитные и пищевые условные рефлексы на вестибулярные раздражения у грудного ребенка. Вопр. педиатр., 1935, VII, 4, 278—306.
- Неманова Ц. П. Условные рефлексы на обонятельные раздражения у грудных детей. Физиол. журн. СССР, 1939, 27, 6, 734—740.
- Неманова Ц. П. Условные рефлексы на вкусовые раздражения у детей первых месяцев жизни. Физиол. журн. СССР, 1941, 30, 4, 478—483.

- Нечаева И. П. К функциональной характеристике слухового анализатора ребенка раннего возраста. Журн. высш. нервн. деят., 1954, 5, 610—615.
- Никитина Г. М. О взаимоотношении ориентировочной и условной двигательной реакции в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1954, 3, 406—414.
- Никитина Г. М. Становление и развитие ориентировочной и условной двигательной реакции с различных анализаторных систем у животных в онтогенезе. В кн.: Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Л., 1956.
- Никитина Г. М. О некоторых особенностях угасания ориентировочного и условного оборонительного рефлексов у щенят в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1957, 6, 912—921.
- Новикова Е. Г. Исследование вегетативных компонентов ориентировочного и условного оборонительного рефлексов у щенят в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1957, 1, 103—113.
- Образцова Г. А. Возникновение и развитие условнорефлекторной деятельности в онтогенезе у кролика. Тр. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова, т. I. М.—Л., 1952, 166—177.
- Образцова Г. А. Возникновение и развитие отряхивательного условного рефлекса в онтогенезе у собаки. Физиол. журн. СССР, 1955, 5, 593—600.
- Образцова Г. А. Образование условных рефлексов с кожного анализатора у собаки и кролика в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1956, 6, 837—845.
- Образцова Г. А. Развитие вестибулярной функции в онтогенезе. М.—Л., 1961а.
- Образцова Г. А. Формирование и развитие высшей нервной деятельности у животных в онтогенезе. Автореф. дисс. 1961б.
- Обухова Г. П. О нисходящих связях зрительной области коры больших полушарий (поля 17, 18, 19) с подкорковыми образованиями. Ежегодник Ин-та эксперим. мед. за 1959 г. Л., 1960, 65—69.
- Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., 1949.
- Орбели Л. А. Основные вехи изучения высшей нервной деятельности ребенка. Журн. высш. нервн. деят., 1955, 5, 619—627.
- Осепян В. А. Развитие функции вкусового (химического) анализатора у детей первого года жизни. Журн. высш. нервн. деят., 1958, 6, 828—834.
- Осепян В. А. Развитие функции вкусового анализатора у щенят. Физиол. журн. СССР, 1959, 2, 137—141.
- Отелли А. А. О зависимости строения инкапсулированных рецепторов от их функций. Вopr. физиол., Киев, 1935, 5, 140—145.
- Отелли А. А. Некоторые закономерности развития периферического конца кожного анализатора в онтогенезе человека. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 132—141.
- Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. М.—Л., 1927.
- Павлов И. П. Полное собрание сочинений. М.—Л., Изд. АН СССР, 1951.
- Панченкова Э. Ф. Исследование условных рефлексов у морских свинок в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1955, 6, 873—880.
- Панченкова Э. Ф. Развитие условных рефлексов у белых крыс в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1956, 2, 312—318.
- Пенчик А. С. Онтогенетическое развитие биоэлектрической деятельности и клеточного строения мозговой коры. Тр. Ин-та мозга, М., 1940, 5, 273—296.
- Пигарева З. Д. Изменение потенциальной активности некоторых ферментных систем в коре больших полушарий кроликов и собак в течение их постнатального развития. В кн.: Эволюция функций нервной системы, под ред. Д. А. Бирюкова. Л., 1958, 264—271.
- Пинес Л. Я. Zur Architektonik des Thalamus opticus beim Halbaffen (Lemur Catta). J. Psychol. u. Neurol, 1927, 33, 1—2, 31—83.
- Поликанина Р. И. О становлении условнорефлекторной деятельности у недоношенных детей. в раннем онтогенезе в связи с развитием анализаторов. В кн.: Структура и функция анализаторов в онтогенезе человека, под ред. С. А. Саркисова. М., 1961, 110—116.
- Поликанина Р. И. О соотношении вегетативных и соматических компонентов в развитии оборонительного условного рефлекса у недоношенных детей. Журн. высш. нервн. деят., 1961, 1, 71—80.

- Поликанина Р. И. и Пробатова Л. Е. Развитие ориентировочной реакции на звуковое раздражение у недоношенных детей. Журн. высш. нервн. деят., 1955а, 2, 227—236.
- Поликанина Р. И. и Пробатова Л. Е. Становление и развитие пищевого двигательного и условного рефлекса на звук у недоношенных детей. Журн. высш. нервн. деят., 1955б, 2, 237—246.
- Поликанина Р. И. и Пробатова Л. Е. Развитие ориентировочной реакции и двигательного пищевого устройства рефлекса на свет у недоношенных детей. Журн. высш. нервн. деят., 1957, 5, 673—682.
- Поляков Г. И. Развитие изокортекса у человека. Сообщ. 1—V. Тр. Ин-та мозга, под ред. С. А. Саркисова и И. Н. Филимонова, М., т. 1, 1935, т. 2, 1936; т. 3/4, 1938; т. 5, 1940; т. 6, 1948.
- Поляков Г. И. Ранний и средний онтогенез коры большого мозга человека. М., 1937.
- Поляков Г. И. Структурная организация коры большого мозга человека по данным развития ее в онтогенезе. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека, под ред. С. А. Саркисова, И. Н. Филимонова и Н. С. Преображенской. М., 1949, 33—91.
- Поляков Г. И. Некоторые новые данные по раннему эмбриогенезу нейронов коры головного мозга человека. Журн. высш. нервн. деят., 1954, 1, 123—132.
- Поляков Г. И. О соотношениях основных типов нейронов в коре мозга человека. Журн. высш. нервн. деят., 1956, 3, 469—478.
- Поляков Г. И. Прогрессивная дифференцировка нейронов коры головного мозга человека в онтогенезе. В кн.: Развитие центральной нервной системы, под ред. С. А. Саркисова, Н. С. Преображенской, М., 1959, 11—26.
- Поляков Г. И. Некоторые итоги исследований по развитию нейронного строения корковых концов анализаторов у человека. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 5—24.
- Попов Н. Ф. Исследования по физиологии коры головного мозга животных. М., 1953.
- Попова-Латкина Н. В. (1958). Новые данные по развитию центральной нервной системы в эмбриональном периоде у человека. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 25—35.
- Потемкина З. А. К вопросу о развитии борозд и извилин головного мозга человека. Тр. Семипалатинского гос. мед. ин-та, 1957, I, 1, 126—138.
- Преображенская Н. С. Постнатальный онтогенез затылочной области у человека. Дисс., М., 1939.
- Преображенская Н. С. Постнатальное развитие затылочной области мозга человека. Тр. Ин-та мозга, М., 1948, 6, 44—76.
- Преображенская Н. С. Некоторые цитоархитектонические данные о развитии коркового конца и подкоркового отдела зрительного анализатора. Тр. 2-й научн. конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., 1955, 47—56.
- Преображенская Н. С. Возрастные особенности строения коры большого мозга человека и их функциональное значение. Журн. высш. нервн. деят., 1959, 1, 135—142.
- Преображенская Н. С. Развитие коркового конца зрительного анализатора человека в периоде до рождения. В кн.: Развитие центральной нервной системы, под ред. С. А. Саркисова и Н. С. Преображенской. М., 1959, 27—39.
- Преображенская Н. С. Развитие структуры различных звеньев зрительного анализатора человека и их функциональное значение. В кн.: Структура и функция нервной системы. М., 1962, 295—305.
- Преображенская Н. С. и Филимонов И. Н. Затылочная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека, под ред. С. А. Саркисова, И. Н. Филимонова и Н. С. Преображенской. М., 1949, 240—262.
- Преображенская Н. С. и Филимонов И. Н. Затылочная область. В кн.: Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека, под ред. С. А. Саркисова и И. Н. Филимонова. М., 1955, 19—37.
- Пригонников И. Е. Онтогенез наружного коленчатого тела. В кн.: Онтогенез мозга, под ред. Л. Я. Пинеса. Л., 1949, 99—118.

- Пузик В. И. Возрастное развитие скелетной мускулатуры и ее иннервационного аппарата у человека. Материалы 1-й научн. конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., 1952, 104—105.
- Пузик В. И. Значение возрастной морфологии в изучении ребенка. Изв. АПН РСФСР, 1953, 47, 5—9.
- Пузик В. И. Возрастная морфология скелетной мускулатуры человека. Изв. АПН РСФСР, 60, 1954, 49—86.
- Пузик В. И. Современные задачи возрастной морфологии. Тр. 2-й науч. конф. по возрастной морфологии и физиологии. М., 1955, 240—246.
- Пэн Р. М. и Невская М. А. О возрастных особенностях образования условных реакций на возрастные раздражители у детей. В кн.: Опыт систематического экспериментального исследования онтогенетического развития корковой динамики человека. Сб. V. М., 1940, 15—25.
- Рампан И. О. О делении нервных клеток. В кн.: Проблемы морфологии нервной системы, под ред. Б. А. Долго-Сабурова. Л., 1956, 20—26.
- Рахимов Я. А. Возрастная морфология Рейлева островка головного мозга человека. Дисс. М., 1949.
- Робинер И. С. О локализации кожного анализатора в коре и зрительном бугре кролика и кошки. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, 205—219.
- Самойлова И. К. Особенности двигательного кинестетического анализатора у неговорящих детей. Сб. информационных материалов АПН РСФСР, 1952, 2.
- Саркисов С. А. Ueber die postnatale Entwicklung einzelner cytoarchitektonischer Felder beim Hunde. J. f. Psychol. u. Neurol., 1929, 39, 486—505.
- Саркисов С. А., Филимонов И. Н. О соотношении функции и морфологических структур коры большого мозга. Невропатол. и психиатр., 1937, VI, 10, 49—58.
- [Саркисов С. А.] Sarkisov S. A. Some new development in the morphophysiology of the cerebral cortex. Brit. med. J., 1945, Vol. ii, July 14, 37.
- Саркисов С. А. Некоторые особенности строения нейрональных связей коры большого мозга. М., 1948.
- Саркисов С. А. Учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности и современные данные морфологии коры большого мозга. Журн. высш. нерв. деят., 1952, I, 20—29.
- Саркисов С. А. Взаимосвязь между структурой и функцией большого мозга. В кн.: Доклады на XX Междунар. конгрессе физиологов в Брюсселе. М., 1956, 127—141.
- Саркисов С. А. Некоторые особенности структурных образований высших отделов центральной нервной системы и их физиологическое значение. Журн. невропатол. и психиатр., 1957, I, 15—23.
- Саркисов С. А. Некоторые результаты морфологических исследований высших отделов центральной нервной системы животных и человека. Журн. высш. нервн. деят., 1957, 6, 868—876.
- Саркисов С. А. Функциональная интерпретация некоторых морфологических образований коры больших полушарий в аспекте эволюции. Журн. невропатол. психиатр., 1960, 6, 645—651.
- Светухина В. М. Цитоархитектоника прекокорной и лобной областей мозга в отряде хищных. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, 115—138.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., 1939.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. В кн.: А. Н. Северцов. Собр. соч., т. V, М., 1949.
- Семенова Л. К. О топографо-анатомическом распределении сосудов Центральных областей головного мозга человека в возрастном аспекте. Изв. АПН РСФСР, 1954, 60, 25—48.
- Сепп Е. К. О строении и связях переднего двухолмия кролика. Дисс. М., 1911.
- Сепп Е. К. История развития нервной системы позвоночных. М., 1949.
- Скиппин Г. В. О физиологических механизмах, лежащих в основе образования оборонительных условных рефлексов. Журн. высш. нервн. деят., 1957, 6, 877—888.
- Смирнов В. А. Зрачки в норме и патологии. М., 1953.
- Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.

- Сосновник И. Л. Эмбриональное развитие внутреннего коленчатого тела. В кн.: Онтогенез мозга, под ред. Л. Я. Пинеса. Л., 1949, 119—124.
- Станкевич И. А. Развитие нижнепарietальной области у человека в постнатальном периоде. Тр. Ин-та мозга под ред. С. А. Саркисова и И. Н. Филимонова. М., 1938, 3—4, 107—156.
- Станкевич И. А. Развитие нижней теменной области у человека на разных стадиях пренатального периода (поздний онтогенез). Тр. Ин-та мозга. М., 1940, 5, 37—72.
- Станкевич И. А. Развитие нижней теменной области человека. Дисс. М., 1947.
- Станкевич И. А. Развитие инсулярной (островковой) области мозга человека в постнатальном периоде. Тр. Ин-та мозга. М., 1948, VI, 130—150.
- Станкевич И. А. Инсулярная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, 381—389.
- Станкевич И. А. Нижняя теменная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, 263—272.
- Станкевич И. А. Нижняя теменная область. В кн.: Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека. М., 1955, 38—54.
- Станкевич И. А. Островковая область. В кн.: Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека. М., 1955, 212—226.
- Станкевич И. А. Инсулярная область. В кн.: Многотомное руководство по неврологии, т. I, кн. 2. М., 1957, 99—105.
- Станкевич И. А. Развитие инсулярной области мозга человека в периоде до рождения. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, 27—39.
- Станкевич И. А. Развитие нижней теменной области человека и ее место в системе корковых концов анализаторов человека в онтогенезе. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961a, 246—256.
- Станкевич И. А. К сравнительной характеристике развития большого мозга человека и обезьян. Журн. невропатол. и психиатр., 1961b, 12, 1772—1780.
- Станкевич И. А., Шевченко Ю. Г. Вариабельность строения коры большого мозга. Нижне-парietальная область у взрослого человека. Институт мозга. Вып. I. М., 1935, 119—174.
- Степановичус Л. И. Возрастная анатомия средней ножки мозжечка. Автореф. дисс., М., 1962.
- Сутулова Н. С. Развитие рецепторов кожи. Тр. Астраханского гос. мед. Ин-та, 1960, XV, 175—182.
- Сутулова Н. С. Развитие рецепторов кожи человека. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 142—150.
- Суханов С. А. Учение о нейронах в приложении к объяснению некоторых психических явлений. Вопр. философии и психол., 1896, 34; Arch. de Neurol., 1897, 2-me Ser., IV, 17 и 19.
- Суханова Н. В. Развитие тактильно-кинестетического анализатора у детей дошкольного возраста. Тез. докл. науч. сессии по возрастной физиологии человека Ин-та им. Лесгафта. Л., 1954.
- Тарханов И. Р. О психомоторных центрах и развитии их у человека и животных. СПб., 1879.
- Тимофеев М. В., Коган А. Д. Возрастные изменения остроты слуха у детей. Вестн. отолярингол., 1954, 6, 19—24.
- Тих Н. А. Онтогенез поведения обезьян. 2. Формирование рефлексов цепляния и хватания у обезьян. Тр. Сухумск. биол. станции АМН СССР. М., 1949, 226—233.
- Троицкая С. А. Пренатальный онтогенез коркового конца двигательного анализатора у кролика. Арх. анат., 1953, I, 21—31.
- Троицкая С. А. Постнатальный онтогенез коркового конца двигательного анализатора у кролика. Материалы 3-й науч. конф. по вопросам возрастной морфологии, физиологии и биохимии. М., 1957, 191—192.
- Троицкая С. А. К вопросу о сроках созревания спинальных рефлекторных дуг у кролика. Арх. анат., 1958, 6, 52—57.
- Троицкая С. А. О некоторых закономерностях морфогенеза рефлекторных механизмов у кролика. В кн.: Совещание по вопросам физиологии и патологии нервной системы животных и человека. М., 1958, 56—56.

- Троицкая С. А. К вопросу о некоторых закономерностях морфогенеза рефлекторных механизмов у кролика. В кн.: Вопросы физиологии и патологии центр. нервной системы человека и животных в онтогенезе, под ред. В. В. Парина и др. М., 1961, 180—188.
- Трошин Г. Я. О сочетательных системах полушарий. Дисс. М., 1903.
- Трошихин В. А. Некоторые итоги изучения высшей нервной деятельности в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1952, 4, 561—571.
- Трошихин В. А. Развитие условнорефлекторной деятельности в раннем постнатальном периоде у собаки. Л., Автореф. дисс., 1957.
- Уголев А. М. Условные слюноотделительные рефлексы у кошек. В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, под ред. К. М. Быкова, т. 2, М.—Л., 1953, 130—139.
- Фадеева В. К. Выработка условных рефлексов и дифференцировок на цепные раздражители возрастающей сложности. В кн.: Опыт систематического исследования условнорефлекторной деятельности ребенка. Сб. I. М.—Л., 1930, 133—158.
- Фарфель В. С. и Васюткина А. И. Роль мышечного чувства в оценке угловых смещений конечностей. Цит. по А. И. Верхутиной—Васютиной, 1958.
- Фельдман Н. Г. Онтогенез зрительного пути. Тез. докл. 4-го совещ. по физиологической оптике. М.—Л., 1955, 112—113.
- Фигурин Н. Л., Денисова М. П. Этапы развития поведения детей в возрасте от рождения до одного года. М., 1949.
- [Филимонов И. Н.] Filimonoff I. N. Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Grosshirnrinde des Menschen. J. f. Psychol. u. Neurol., 1929, 39, 4—6, 323—389.
- [Филимонов И. Н.] Filimonoff I. N. Ueber die Variabilität der Grosshirnrindenstruktur. III. Regio occipitalis bei höheren und niederen Affen. J. f. Psychol. u. Neurol., 1933, Bd. 45, H. 2—3, 69—137.
- Филимонов И. Н. К вопросу об эмбриональном и постэмбриональном развитии коры большого мозга. Сов. невропатол., психиат. и психогигиена, 1934, III, 11—12, 298—304.
- Филимонов И. Н. Аллокортикальные и периаллокортикальные формации у человека и их онтогенез. Тр. Ин-та мозга. М., 1938, 3—4, 15—106.
- Филимонов И. Н. К вопросу о рациональной классификации архитектурных формаций коры большого мозга на основании изучения онтогенеза. Эпителиальная область. Невропатол. и психиат., 1938, VII, 1, 21—27.
- Филимонов И. Н. Локализация функций в коре большого мозга. Невропатол. и психиатр., 1940, IX, 1—2, 14—25.
- [Филимонов И. Н.] Filimonoff I. N. A rational subdivision of cerebral cortex. Arch. Neurol. u. Psychiat., 1947, 58, 3, 296.
- Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. Палеокортекс, архикортекс и межуточная кора. М., 1949а.
- Филимонов И. Н. Древняя, старая и межуточная кора. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949б., 402—433.
- Филимонов И. Н. Общие закономерности развития коры больших полушарий. Арх. анат., 1953, 2, 7—28.
- Филимонов И. Н. Древняя, старая и межуточная кора. В кн.: Атлас цитоархитектоники коры большого мозга. М., 1955, 239—269.
- Филимонов И. Н. Строение ограды большого мозга у человека и ее изменения в процессе онто- и филогенеза. Арх. анат., 1955, 1, 3—10.
- Филимонов И. Н. Строение миндалевидного ядра и его изменения в процессе онто- и филогенеза. Вестн. АМН СССР, 1958, 5, 37—47.
- Флигельман М. М. Онтогенетические и сравнительно-анатомические данные о развитии черного вещества. В кн.: Онтогенез мозга, под ред. Л. Я. Пинеса. Л., 1949, 140—148.
- Фурман Э. П. О рефлексах у грудных детей. Дисс., СПб., 1903.
- Хачатурян А. А. Прецентральная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М., 1949, 197—308.
- Хе Вей-Вей. Возрастная анатомия VIII пары черепномозговых нервов в стволовой части мозга человека. Автореф. дисс. М., 1956.
- Хидроглуян Ш. А. Эмбриональное развитие красного ядра у человека. В кн.: Онтогенез мозга под ред. Л. Я. Пинеса. Л., 1949, 125—139.

- Циммерман А. Н. Изучение функции обонятельного анализатора у детей дошкольного возраста. Автореф. дисс. Л., 1955.
- Цинда Н. И. Некоторые морфологические данные о развитии коры головного мозга человека после рождения (На материале изучения коры лимбической области). Тр. 3-й науч. конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии М., 1959, 421—429.
- Цинда Н. И. Развитие лимбической области мозга человека после рождения. В кн.: Развитие центральной нервной системы. М., 1959, 87—101.
- Цинда Н. И. Развитие лимбической области мозга человека после рождения. Автореф. дисс., М., 1960.
- Цитович И. С. Происхождение и образование натуральных условных рефлексов. Дисс., СПб., 1911.
- Чернышов А. С. и Блинков С. М. Вариабельность строения коры большого мозга. Верхняя лимбическая область взрослого человека. Тр. Ин-та мозга. М., 1935, I, 175—237.
- Чинка И. И. Развитие коркового внутреннего торможения в онтогенезе у шенят. Тр. Ин-та физиологии им. Павлова, М.—Л., 1953, 2, 86—107.
- Шастин Н. Р. Образование условных рефлексов на обонятельные раздражения у детей. Врач. обозрение, 1925, № 8.
- Шевченко Ю. Г. Нижнетеменная область большого мозга человека и обезьян. Дисс., М., 1940.
- Шиллягина Н. Н. Изменение электрической активности коры головного мозга при ориентировочном и условном рефлексах у животных в онтогенезе. Журн. высш. нервн. деят., 1958, 4, 582—592.
- Широкова А. И. Изучение высшей нервной деятельности детей. Изв. АПН РСФСР, 1958, 97, 340—420.
- Школьник-Яррос Е. Г. К морфологии зрительного анализатора. Журн. высш. нервн. деят., 1954, 2, 289—304.
- Школьник-Яррос Е. Г. О нейронной структуре зрительного анализатора. В кн.: Проблемы физиологической оптики, т. XII., М.—Л., 1958, 429—438.
- Школьник-Яррос Е. Г. О различиях нейронов коркового конца зрительного анализатора кролика и собаки. В кн.: Развитие центральной нервной системы, под ред. С. А. Саркисова и Н. С. Преображенской. М., 1959, 169—184.
- Шрифцетцер М. О. Опыт использования защитного рефлекса на сильный свет (световая методика) для выработки наиболее ранних условных рефлексов у грудного ребенка. Вопр. педиат. 1935, 7, 6, 454—456.
- Ющенко А. А. Условные рефлексы ребенка. Л., 1928.
- Янишевский А. Е. О комиссуральных системах мозговой коры. Дисс., Казань, 1902.
- Aldama J. Cytoarchitektonik der Grosshirnrinde eines 5-jährigen und eines 1-jährigen Kindes. Zschr. ges. Neurol. u. Psychiat., 1930, 130, 532—626.
- Alexander G. Die Reflexerregbarkeit des Ohrlabyrinthes menschlicher Neugeborenen. Zschr. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., 1911, 45, 153.
- Allen W. F. Effect of ablating the frontal lobes, hippocampi, and occipito-parietal (excepting pyriform areas) lobes on positive and negative olfactory conditioned reflexes. Amer. J. Physiol., 1940, 128, 754—771.
- Amader L. V., Schimitzu, de Brux J. Les connexions efferentes cortico-corticales du lobule parietal inferieur chez les singes (Macaca Mulatta). J. de Physiol., 1951, 43.
- Aoki N. Ueber die postnatale Entwicklung der verschiedenen Area der Grosshirnrinde der Japaner. Jap. J. Med. Sci., 1934, VIII, 3. Ref.: Zbl. ges. Neurol. u. Psychiat., 1934, 74, 5.
- Arnold P. Bemerkungen über den Bau des Hirns und Rückenmarks. Zürich, 1838.
- Babák E. Ueber die Entwicklung der lokomotorischen Koordinationstätigkeit im Rückenmarks des Frosches. Arch. ges. Physiol., 1902, 93, 134.
- Bagley Ch., Richter C. P. Electrically excitable region of the forebrain of the alligator. Arch. Neurol. u. Psychiat., 1924, XI, 257—263.
- Bailey P. Organisation of cerebral cortex. Rocf. Inst. Med Res., Chicago, 1948, 17, 82—88.
- Bailey P., Bonin G. The isocortex of man. Urbana, 1951.

- Bailey P., Sweet W. H. Effects on respiration, blood pressure and gastric motility of stimulation of orbital surface of frontal lobe. *J. Neurophysiol.*, 1940, 3, 276—281.
- Barcroft J., Barron D. H. Movement in the mammalian foetus. *Ergebn. d. Physiol.*, 1939, 42, 329.
- Bartels M. Ueber Regulierung der Augenstellung durch den Ohrenapparat. *Arch. f. Ophthalm.*, 1910, 76, 1.
- Becker H. Handbuch d. Anatomie des Kindes. Bd. 2. München, 1922, 221. Цит. по Peiper, 1962.
- Becker H. Biologischen Daten für den Kinderarzt. 2. Aufl., Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1954.
- Berke J. J. The claustrum, the external capsula and the extreme capsula of *Macaca mulatta*. *J. Comp. Neurol.*, 1960, 115, 3, 297—321.
- Bernard J., Sontag L. W. Fetal reactivity to tonal stimulation. *J. gen. Psychol.*, 1947, 70, 205—210.
- Bersot H. Développement réactionnel et reflexe plantaire du bébé né avant terme à celui de deux ans. *Schweiz. Arch. Neurol. u. Psychiat.*, 1920, VII, 212—231; 1921, VIII, 47—74.
- Bolaftio M., Artom G. Ricerche sulla fisiologia del systema del Reto umano. *Arch. Sci. Biol.*, 1924, 5, 457.
- Bonin G. V. Die Entwicklung der menschlichen Hirnrinde. В кн.: Ergebnisse der medizinischen Grundlagenforschung, herausg. v. K. F. Bauer. Stuttgart, 1956, 601—618.
- Bratz A. Ammonovschornbefunde bei Epileptischen. *Arch. f. Psychiat.*, 1899, 31, 820—836.
- Brodal A. The hippocampus and the sense of smell. *Brain*, 1947, 70, 179—222.
- Brodal A. The reticular formation of the brain stem. Anatomical aspects and functional correlations. Edinburgh, 1957.
- Brodmann K. Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde. Leipzig, 1909, 1925.
- Brouwer B., Zeeman N. P. C. The projection of the retina in primary optic neuron in monkey. *Brain*, 1926, 49, 1—36.
- Burdach A. Vom Bau und Leben des Gehirns. Leipzig, 1822.
- Cajal S. R. Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. t. 1—2. Paris, 1909, 1911; Madrid, 1952.
- Campbell A. W. Histological studies on the localisation of cerebral function. Cambridge, 1905.
- Canestrini S. Ueber das Seelenleben des Neugeborenen... Berlin, 1913.
- Canova G. F. La risposta electroencefalografica del neonato agli stimoli acustici. *Minerva Pediatr.*, 1958, 10, 40, 1025.
- Carmichael L. An experimental study on the prenatal guinea-pig of the origin and development of reflexes and patterns in relation to the stimulation of specific receptor areas during period of the active fetal life. *Gen. Monogr.*, 1934, 16, 337.
- Carmichael L. The on set and early development of behavior. In: Carmichael's L. Manual of child psychology. New York, 1946.
- Carmichael L. Онтогенетическое развитие. В кн.: Экспериментальная психология. Пер. с англ. М., 1960, 375—404.
- Child C. The origin and development of the nervous system from a physiological viewpoint. Chicago, 1921.
- Chow K. L. A retrograde cell degeneration study of the cortical projection field of the pulvinar in the monkey. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 93, 313.
- Clara Max. Das Nervensystem des Menschen. 3 Aufl. Leipzig, 1959.
- Clark W. E., Le Gros, Northfield D. W. C. The cortical projection of the pulvinar in the macaque monkey. *Brain*, 1937, 60, 126—142.
- Coghill G. K. Anatomy and the problem of behavior. New York, 1929.
- Coghill G. E. Анатомия и проблема поведения. Пер. с англ. М., 1934.
- Conel J., Le Roy. The postnatal development of the human cerebral cortex, v. I—VII. Cambridge, 1939—1963.
- Cooper E. R. Development of human red nucleus and striatum. *Brain*, 1946, 69, 35—40.

- Crosby E. C. The role of the midbrain as a part of the discharge paths from higher centres. B kn.: Progress in Neurobiology ed. by J. Ar. Kappers. Amsterdam — London — New York, 1956, 217—231.
- Dejerine J. Anatomie des centres nerveux, t. 2. Paris, 1901.
- Dekaban A. Human thalamus. An anatomical developmental and pathological study. Development of the human thalamus nuclei. J. Comp. Neurol., 1954, 100, 63—97.
- Dekaban A. Neurology of infancy. Baltimore, 1959.
- Dodt E., Lottmar J. The discharge of specific cold fibers at high temperatures. Acta Physiol. Scand., 1952, 26, 358—365.
- Dodt E. The behavior of thermoreceptors at low and high temperatures with special reference to Ebbeck's temperature phenomena. Acta physiol. Scand., 1953, 27, 295.
- Economo C. Zellaufbau der Grosshirnrinde des Menschen. Berlin, 1927.
- Economo C., Koskinas G. N. Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. Berlin, 1925.
- Edinger L. Einführung in die Lehre vom Bau und den Verrichtungen des Nervensystems. Leipzig, 1909.
- Edinger L. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. Bd. 1—2. Leipzig, 1908, 1911.
- Elwyn A. The structure and development of the proprioceptors. The cerebellum. Baltimore, 1929.
- Ferrier D. Experimental researches in cerebral physiology and pathology. West riding lunatic Asylum reports, 1873, 3, 1—50.
- Fessard A. E. Mechanisms of nervous integration and conscious experience. B kn.: Brain mechanisms and consciousness. A Symposium. Oxford, 1954, 200—236.
- Fitzgerald J. E., Windle W. F. Some observations on early human fetal movements. J. Comp. Neurol., 1942, 76, 159—167.
- Flechsig P. Zur Lehre von centralen Verlauf der Sinnesnerven. Neurol. Centralbl., 1886, 5, 545—551.
- Flechsig P. Ueber projections und Associations Centren des menschlichen Gehirns. Le Nevraxe, 1901, 2, 61—68.
- Flechsig P. Bemerkungen über die Hörsphäre des menschlichen Gehirns. Neurol. Centralbl., 1908, 27, 2—7, 50—57.
- Flechsig P. Meine myelogenetische Hirnlehre. Berlin, 1927.
- Flexner L. B. The development of the cerebral cortex: a cytological functional and biochemical approach. The Harvey Lectures, 1951—1952, 47, 156.
- Foerster O. The motor cortex in man in light of H. Jackson's doctrines. Brain, 1935, 59, 135—159.
- Forbes H. S., Forbes H. B. Fetal sense reaction hearing. J. Comp. Psychol., 1927, 7, 353.
- Foville M. Traité d'anatomie et de physiologie de système nerveux cérébrospinal. Paris, 1944.
- Friedeman M. Die Cytoarchitektonik des Zwischenhirns des Cercopithecus mit besonderer Berücksichtigung des Thalamus opticus. J. Psychol. u. Neurol., 1911, 18, 2, 37—106.
- Frontera J. G. Some results obtained by electrical stimulation of the cortex of the island of Reil in the brain of the monkey (Macaca mulatta). J. Comp. Neurol., 1950, 105, 3, 365—394.
- Fulton J. F. Physiology of the nervous system. London — New York — Toronto, 1938.
- Gastaut H. The brain stem and cerebral electrogenesis in relation to consciousness. B kn.: Brain mechanisms and consciousness. A Symposium. Oxford, 1956, 249—283.
- Genzmer A. Untersuchungen über die Sinneswahrnehmungen des neugeborenen Menschen. Diss. Halle, 1873.
- Gesell A. The embryology of behavior. New York, 1945.
- Gesell A. The ontogenesis of infant behavior. B kn.: Carmichael. Manual of child psychology. 6 Ed. New York, 1946.
- Goldstein K. Die Lokalisation in der Grosshirnrinde. In: Handbuch der norm. u. patholog. Physiologie. Hrsg. v. A. Bethe u. G. Bergmann, Bd. 10. Berlin, 1925, 600—842.
- Goltz F. Ueber die Verrichtungen des Grosshirns. Bonn, 1881.
- Gotschik J. Die Leistungen des Nervensystems. Jena, 1955.

- Green I. P. The rhinencephalon and behaviour. In: Neurological basis of behaviour. 1957.
- Gudden B. Ueber einen bisher nicht beschriebenen Nervenfasernstrang im Gehirn der Säugethiere und des Menschen. Archiv Psychiat., 1870, 2, 364—366.
- Harrison R. G. The relations of the nervous system to the developing musculature of the embryo of the frog. Amer. J. Anat., 1904, 8, 197.
- Harmann P. J., Tukard M., Mettler F. A. Analysis of the topography and clarity of the caudate-neocortex interrelationship in the primate. Anatom. Record, 1954, 118, 307—308.
- Hayhom W. R., Webb C. a. Jeryie A. The accessore optic fiber system in the rat. J. comp. Neurol., 1960, 2, 115.
- Herrick C. G. Introduction to Neurology. Philadelphia, 1922.
- Геккель Эрнст. Основной биогенетический закон. Избранные статьи. В кн.: Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. М., Изд. АН СССР, 1940, 170—277.
- Henschen S. E. Klinische und anatomische Beiträge zur Pathologie des Gehirns. Bd. 5.: Ueber Aphasie, Amusie und Akalkulie. Stocholin, 1920.
- Herrick C. J. The evolution of cerebral localization pattern. Science, 1933, 7, 139.
- Herrick C. J. The evolution of human nature. Austin, Univer. of Texas Press, 1956.
- Heschl R. L. Ueber die vordere quere Schläfenwindung des menschlichen Grosshirns. Wien, 1878.
- Hirako G. Ueber sukcessive Differenzierung der Grosshirnrinde auf myelogenetischer Grundlage. Arb. Anatom. Inst. d. Kais. - Japan. Universität zu Sendai, 1925, XI, 1—59.
- His W. Die Entwicklung des menschlichen Gehirns. Leipzig, 1904.
- Hochstetter F. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns. Bd. I. Wien — Leipzig, 1919.
- Hoffmann B. L., Rasmussen T. Stimulations studies of insula cortex in Macaca mulatta. J. Neurophysiol., 1953, XVI, 343—351.
- Hooker D. Early fetal activity in mammals. Yale J. Biol. a. Med., 1936, 8, 579.
- Hooker D. The prenatal origin of behavior. University Kansas Press, 1952.
- Hooker D. Evidance of prenatal function of the central nervous system in man. New York, 1958.
- Humphry Tryphena. The spinal tract of the trigeminal nerve in human embryos between 7½ and 8½ weeks of menstrual age and its relation to fetal behavior. J. Comp. Neurol., 1952, 97, 143—209.
- Humphrey Tryphena. Some correlations between the appearence of human fetal reflexes and the development of the nervous system. In: Progress in brain reserch. vol. 4. Edit by D. P. Purpura and J. P. Schade. 1964, pp. 93—135.
- Hunt W. E., Goldringe S. Maturation of evoked response of the visual cortex in the postnatal rabbit. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1951, 3, 3, 465.
- Jackson H. Selected writings, v. 1—2. London, 1932.
- Jacob Ch. Vom Tierhirn zum Menschenhirn. München, 1911.
- Jalow y B. Zschr. f. Anat., 1939, 109, 344. Цит. по: A. Peiper, 1962.
- Jansen J. On the cerebral cortex. Avhandlingar utgitt av det Norske udenskaps Akademi, 1937, 1, 1—14.
- Jasper H. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamus. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1949, 1, 4, 405—419.
- Kaada B. R. Somato-motor, autonomic and electrocorticographic responses to electrical stimulation of "rhinencephalic" and other structures in primates, cat and dog. Acta physiol. Scand., 1951, Suppl., 83.
- Kaes Th. Die Grosshirnrinde des Menschen in ihren Massen und in ihrem Fasergehalt. Amer. J. Anat. 1908, VII, 4, 242—251. (Anat. Rec.).
- Kappers A. H. Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Bd. 2. Haarlem, 1921.
- Kappers A., Huber C., Grosby E. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrate, including man, v. 1—2. New York, 1936.
- Kiesow F. Zur Frage den Sehmeckflächen des hinteren kindlichen Mundraumes. Zschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgan, 1904, 36, 90.

- Kleist K. Psychomotorische Störungen. Caudatum und Pallidum. Ref.: Zbl. ges. Neurol. u. Psychiat., 1927, 47, 718.
- Kleist K. Gehirnpathologie. Leipzig, 1934.
- Klinger J., Gloor P. The connections of the Amygdala and of the anterior temporal cortex in the human brain. J. Comp. Neurol., 1960, 115, 3, 333—370.
- Klüver H., Barrera E. A method for the combined staining of cells and fibres in the nervous systems. J. Neuropathol. u. exper. Neurol., 1953, 12, 4, 400—403.
- Klüver H., Bucy P. C. Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys. Arch. Neurol. u. Psychiat., 1939, 42, 6, 979—1000.
- Kodama S. Ueber die sogenannte Basalganglien. Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiat., 1926, 18, 2, 179—246; 1927, 20, 209—261; 1929, 23, 1, 38—100 u. 179—265.
- Kremer W. F. Automatic and somatic reactions induced by stimulation of the cingulate gyrus in dogs. J. Neurophysiol., 1947, X, 5, 371—379.
- Kuhlenbeck H. Vorlesungen über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere. Jena, 1927.
- Kuhlenbeck H. Bemerkungen über den Zwischenhirnbauplan bei Säugetieren in besondere beim Menschen. Anatom. Anz., 1930, 70, 122—142.
- Kuo Z. Y. Total pattern local reflexes. Psychol. Rev., 1939, 46, 93.
- Landau E. The comparative anatomy of the nucleus amygdalae, the claustrum and the insular cortex. J. Anat., 1919, 53, 251—262.
- Landau E. Zur Kenntnis der Beziehungen des Claustrums zum Nucleus Amygdalae und zum Area piriformis, im speziellen zum Tractus olfactorius. Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiat., 1923, 13, 391—400.
- Lassek A. The pyramidal tract. Res. publ. Ass. Nerv. u. Ment. Dis., 1948, 27, 106—128.
- Lassek A. The pyramidal tract. Springfield, 1954.
- Lassek A., Evans J. P. Human pyramidal tract: effect of hemispherectomies on fiber components of pyramids. J. Comp. Neurol., 1945, 83, 113—119.
- Lemmon Lloyd J. An anatomical and experimental study of temporal and occipital association areas. J. Comp. Neurol., 1951, 95, 3, 521.
- Levin P., Bradford P. The exact origin of the cortico-spinal tract in the monkey. J. Comp. Neurol., 1938, 68, 411—422.
- Lindsley D. B. Heart and brain potentials of human fetus in utero. Amer. J. Psychol., 1942, 55, 412.
- Lissak E., Grastyan E. The changes in hippocampal electrical activity during conditioning. The Moscow colloquium on EEG u. Clin. Neurophysiol., 1960, Suppl., 13.
- Livingston R. B. Projections from cortex to cephalic brain stem (Reticular formation) in monkey. J. Neurophysiol., 1955, XVIII, 74—95.
- Lockard J. Primate triangular gyrus. J. Comp. Neurol., 1948, 89, 3.
- Lorente de Nó R. The cerebral cortex: Architecture, intracortical connections and motor projections. В кн.: Fulton's physiology of the nervous system. Ch. XV. London — New York — Toronto, 1938.
- Machne X., Segundo P. Unitary responses of limbic system. J. Neurophysiol., 1956, XIX, 232.
- [Магун Н. В.] Мэгун. Бодрствующий мозг. Пер. с англ. М., 1960.
- Malone E. Ueber die Kerne des menschlichen Diencephalon. Berlin, 1910.
- Marinesco G., Goldstein H. Beiträge zum Studium der Cytoarchitectonik der Insel. Spitalul. 1925, Jg. 45, Ref.: Zbl. f. ges. Neurol. u. Psychiat., 1925, 45, 16—16.
- McCulloch W. S. Cortico-cortical connections. В кн.: The precentral motor cortex. Ed. by P. C. Bucy. Ch. 8. Urbana, 1944, 211—242.
- McCulloch W. S. The functional organization of the cerebral cortex. Physiol. Rev., 1944, 24, 390—407.
- McLean P. D., Delgado J. M. Electrical and clinical stimulation of frontotemporal portion of limbic system. EEG. u. Clin. Neurophysiol., 1953, 91.
- Mettler F. A. Corticofugal fiber connections of the cortex of Macaca mulatta. The frontal region. J. Comp. Neurol., 1935, 61, 2, 221—542.
- Mettler F. A. Corticofugal fiber connections of the cortex of Macaca mulatta. Temporal region. J. Comp. Neurol., 1935—1936, 63, 25—47.
- Mettler A. Corticospinal tract in the monkey. J. Comp. Neurol., 1938, 68, 411—422.
- Meyer F. Das reticulo-endotheliale System der Schizophrenen: Experimental-klinische Untersuchungen zum Schizophrenieproblem. Berlin, 1931.

- Meynert E. Kainigenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Jena, 1897.
- Meynert E. Biomechan. Erschlossen aus dem Prinzip des Organogenese. Jena, 1898.
- Meynert Th. Neue Studien über die Associationsbündel des Hirnmantels. Wien, 1892.
- Minkowski M. Ueber die Schrinde (Area Striata) und ihre Beziehungen zu den primären optischen Zentrum. Mschr. Psychiat. u. Neurol., 1914, 35, 420—439.
- Minkowski M. Ueber Verlauf die Endigung und die zentrale Repräsentation von gekreuzten und ungekreuzten Sehnervfasern bei einigen Säugetieren und beim Menschen. Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiat., 1919, 6, '2, 201—252; 1921, 7, 268—303.
- Minkowski M. Sur les mouvements, les réflexes et les réactions musculaires du foetus humain de 2 à 5 mois et leurs relation avec le système nerveux foetal. Rev. Neurol., 1921, 12, 1235—1250.
- Minkowski M. Sur les modalités et la localisation du réflexe plantaire au cours de son evolution du foetus à l'adulte. Congrès des Méd. Aliéniste et Neurol., 1926, 1.
- Minkowski M. Neurologische Studien am menschlichen Foetus. В кн.: Abdergalden's Handbuch u. biol. Arbeitsmethoden. Abt. V, 1928, 5, 511.
- Minkowski M. L'élaboration du système nerveux. In: Encycloped. France, t. 8. Paris, 1938, 814.
- Monakow C. Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen. Arch. f. Psychiat., 1889, 20, 714—783.
- Monakow C. Gehirnpathologie. Wien, 1897, 1905.
- Monakow C. Die Lokalisation im Grosshirn. Wiesbaden, 1914.
- Morruzzi G., Magoun H. W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1949, 1, 455—475.
- [Müller Fr.] Мюллер Ф. За Дарвина (1864). В кн.: Ф. Мюллер, Э. Генкель. Основной биогенетический закон. Избр. работы. М.—Л., 1940, 63—166.
- Munk H. Ueber die Functionen der Grosshirnrinde. Berlin, 1881.
- Mysliviček J. Vyvoj vyšší nervové činnosti: v ontogenesi savců, 11. Sborník, 1958, 60, 73.
- Mysliviček J. Význam vyšších oddílů ústředního Nervstva při ontogenetickém vývoji. Česk. fyziologie, 1959, 8, 109.
- Nauta W. J. Hippocampal projections and related pathways of the midbrain in the cat. Brain, 1958, 81, 319—341.
- Nauta W. J., Whitlock D. Anatomical analysis of the nonspecific thalamic system. В кн.: Brain Mechanisms and consciousness. A symposium. Oxford, 1954, 81—104.
- Nissl F. Die Kerne des Thalamus beim Kaninchen. Neurol. Centralbl., 1889, 8, 549—550.
- Nissl F. Beiträge zur Frage nach der Beziehung zwischen klinischen Verlauf und anatomischen Befunde bei Nerven und Geisteskrankheiten. Berlin, 1915.
- Niessl von Mayendorf E. Die aphasischen Symptome und ihre corticale Lokalisation. Leipzig, 1911.
- Olszewski J. The thalamus of the Macaca Mulatta. An atlas for use with stereotaxic instrument. Basel—New York, 1952.
- Olszewski J. The cytoarchitecture of the human reticular formation. В кн.: Brain Mechanisms and consciousness. A Symposium. Oxford, 1954, 54—76.
- Papez J. W. A proposed mechanism of emotion. Arch. Neurol. a. Psychiat., 1937, 38, 725—743.
- Papez J. W. Connections of the pulvinar. Arch. Neurol. a. Psychiat., 1939, 41, 277—289.
- Papez J. W. Central reticular path. intralamina and reticular nuclei of the thalamus for activating EEG related to consciousness. EEG. a. Clin. Neurophysiol., 1956, 8, 117—128.
- Parker G. H. Smell, taste and allied senses in the vertebrates. Philadelphia, 1922.
- [Paten B. M.] Пэтен. Эмбриология человека. Пер. с англ. М., 1959.
- Peele T. L. Cytoarchitecture of individual parietal area in the monkey (Macaca Mulatta) and the distribution of the efferent fibers. J. Comp. Neurol., 1942, 77, 3, 693—737.
- Peele T. L. Acute and chronic parietal lobe ablations in monkeys. J. Neurophysiol., 1944, VII, 269—289.
- [Peiper A.] Пейпер. Особенности деятельности мозга ребенка. Пер. с нем. Л., 1962.

- Penfield W. Studies of the cerebral cortex of man. A review and an interpretation. В кн.: Brain Mechanisms and consciousness. A Symposium. Oxford, 1954, 284—304.
- Penfield W., Boldery E. Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. Brain, 1937, 60, 389—443.
- Penfield W., Faulk M. E. The insula: Further observations on its function. Brain, 1955, 78, IV, 445—470.
- Penfield W., Jasper H. Epilepsy and the functional anatomy of the human brain, Boston, 1954; Русск. пер., М., 1958.
- Penfield W., Rasmussen T. The cerebral cortex of man. New York, 1950.
- Peterson F., Rainey L. H. The beginnings of mind in the newborn. Цит. по: K. Carmichael, 1960.
- Pfeifer R. A. Myelogenetisch-anatomische Untersuchungen über das kortikale Ende der Hörleitung. Berlin, 1925.
- Poljak St. Die Verbindungen der Area Striata (intrahemisphäre, commissurale, pallidiencephalische, palliotectale Fasern) bei der Katze und deren funktionelle Bedeutung. Zschr. ges. Neurol. u. Psychiat., 1926, 100, 544—563.
- Poljak St. Main efferent fiber systems of the cerebral cortex in primates. California, 1932.
- Poljak St. The vertebrate visual system. Chicago, 1957.
- Pool J. L., Ranshoff J. Automatic effects on stimulating rostral of cingulate gyri in man. J. Neurophysiol., 1949, XII, 6, 385—392.
- Pratt A. K., Nelson, Sun K. H. The behavior of the newborn infant. Ohio State Univers. Studies, 1930.
- Preyer W. Spezielle Physiologie des Embryo. Leipzig, 1885.
- Pribram K. H., Kruger L. Functions of the olfactory brain. Ann. New York Acad. Sci., 1954, 58, 2.
- Pribram K. H., Lennox M. A., Dunsmore K. H. Some connections of the orbital-fronto-temporal, limbic and hippocampal areas of Macaca Mulatta. J. Neurophysiol., 1950, XIII, 2, 127—135.
- Rae A. S. L. The connection of the claustrum. Confinia Neurologica, 1954, 14, 4.
- Retzius G. Das Menschenhirn. Stockholm, 1896.
- Retzius G. Biologische Untersuchungen, Bd. VIII. Morphologie des Riechhirns der Säugetiere. Stockholm — Jena, 1898.
- Rioch D. Studies on the diencephalon of carnivora. J. Comp. Neurol., 1929, 49, 121—136.
- Rose M. Ueber das histogenetische Prinzip der Einteilung der Grosshirnrinde. J. f. Psychol. u. Neurol., 1926a, 32, 3, 97—160.
- Rose M. Der Allocortex bei Tier und Mensch. J. f. Psychol. u. Neurol., 1926b, 34, 1—2, 1—111.
- Rose M. Die Ontogenie der Inselrinde. J. f. Psychol. u. Neurologie, 1928, 36, 3—4, 182—209.
- Rose M. Die Inselrinde des Menschen und der Tiere. J. f. Psychol. u. Neurol., 1929, 37, 4, 367—624.
- Schaltenbrandt G. Normale Bewegung und Lagereaktionen bei Kindern. Dtsch. Zschr. f. Nervenheilk., 1925, 87, 23—59.
- Schaper A. Experimentale Studien an Amphibienlarven. Mitt. I. Arch. f. Entwicklungs. Mechanism Organism, 1898, 6, 151.
- Shealy, Norman a. Peal-Tolm age. Studies on amygdaloid nucleus of cat. J. Neurophysiol., 1957, 20, 2, 125—139.
- Skramlik E. Physiologie des Geschmackssinnes. В кн.: Handbuch d. norm. u. pathologisch. Physiologie, Bd. XI. Berlin, 1926, 306—405.
- Sloan N., Jasper H. Studies of the regulatory functions in the limbic cortex. EEG. a. Clin. Neurophysiol., 1950, 2, 3, 317—327.
- Smith Ell. A new topographical survey of the human cortex. J. Anat. a. Physiol., 1907, 41, July, 237—254.
- Smith W. K. Localisation and other responses elicited by excitation of the regio cingularis in the monkey. Amer. J. Physiol., 1941, 133, 2, 451—452.
- Smith W. K. The results of ablation of the cingular region of the cerebral cortex. Fed. Proc., 1944, 3, 42—77.
- Smith W. K. The functional significance of the rostral cingular cortex as revealed by its responses to electrical excitation. J. Neurophysiol., 1945, VIII, 6, 241—255.

- Spiegel E. Die Kerne im Forderhirn der Säuger. Arb. Neurol. Inst. Wien, 1919, 22, 418—497.
- Tracy H. C. The development of motility and behavior reactions in the toadfish (*Opsanus*). J. Comp. Neurol., 1926, 40, 253.
- Tuge H. The development of behavior on avian embryo. J. Comp. Neurol., 1937, 66, 157—175.
- Tuge H. Early behavior of embryos of the turtle. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med., 1931, 29, 52.
- Vogt C. La myeloarchitecture de thalamus de cercopithèque. J. f. Psychol. u. Neurol., 1909, 12, Ergänzungsheft 1, 285—324.
- Vogt C. u. O. Allgemeine Ergebnisse unserer Hirnforschung J. f. Psychol. u. Neurol., 1919—1920, 25, Ergänzungsheft 1, 249—462.
- Vogt C. u. O. Thalamusstudien. J. f. Psychol. u. Neurol., 1941, 50, 1—3, 32—154.
- Vogt C. u. O. Gestaltung der topischen Hirnforschung und ihre Forderung durch den Hirnbau und seine Anomalien. J. f. Hirnforsch., 1954, 1, 1/2, 1—46.
- Vrabez Tr. Первые следы закладки латерального коленчатого тела в онтогенезе. Česk. ofthalmolog., 1955, XI, 4—5, 213—219.
- Walker A. E. The retrograde cell degeneration in the thalamus of *Macaca rhesus* following hemidecortication. J. Comp. Neurol., 1935, 62, 407—419.
- Walker A. E. Thalamo-cortical projection. J. Comp. Neurol., 1936, 64, 1, 1—37.
- Walker A. E. The thalamus of the chimpanzee. Thalmic projections of the cerebral cortex. J. Anat., 1938, 73, 37—93.
- Walker A. E., Fulton J. F. The thalamus of the chimpanzee. Brain, 1938, 61, 250—283.
- Wang G. H. Action potentials of the visual cortex and the superior colliculus induced by stimulation of the retina with light. Chin. J. Psychol., 1934, 8, 121.
- Wernicke C. Lehrbuch der Gehirnkrankungen. Kassel, 1881.
- Windle W. F. Physiology of the foetus. Phyladelphia — London, 1940.
- Windle W. F., Fitzgerald J. E. Development of the spinal reflex mechanism in human embryos. J. Comp. Neurol., 1937, 67, 493—509.
- Wintrebert M. P. L'automatisme des première mouvements du corps chez les selaciens. C. R. Acad. Sci., 1917, 165.
- Wintrebert M. P. La valeur comparée et le déterminisme des signes principaux de la contraction myotonique à neurale observée chez les embryons de selaciens. (*Scyllorhinus canicula* L. Gile) C. R. Acad. Sci. Paris, 1920, 171, 1086.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Общие закономерности развития центральной нервной системы. Классификация архитектурных формаций коры большого мозга. <i>Н. Н. Филимонов</i>	11
Глава II. Развитие новой коры большого мозга в течение первой половины внутриутробной жизни. <i>Г. И. Поляков</i>	22
Последовательные стадии формирования новой коры (неокортекса) и прогрессивной дифференцировки слоев	—
Особенности обособления и формирования новой коры по поверхности полушария	31
Местные особенности дифференцировки новой коры на слои	33
О некоторых онто-филогенетических соотношениях в развитии корковых формаций	49
Глава III. Развитие функций анализаторов в онтогенезе. <i>А. А. Волохов</i>	53
Развитие высшей нервной деятельности и функций анализаторов у животных в онтогенезе	60
Развитие функций анализаторов у человека в онтогенезе	64
Глава IV. Затылочная область. Наружное коленчатое тело, подушка зрительного бугра и другие подкорковые образования зрительного анализатора. <i>Н. С. Преображенская</i>	87
Борозды и извилины	91
Цитоархитектоника	92
Кора затылочной области	—
Наружное коленчатое тело	100
Подушка зрительного бугра	102
Переднее двухолмие	103
Заключение	104
Глава V. Височная область. Внутреннее коленчатое тело, слуховой анализатор. <i>В. А. Абоян, А. С. Арутюнова, И. И. Глезер, Т. М. Мохова</i>	108
Борозды и извилины	112
Цитоархитектоника	—
Верхняя височная подобласть	—
Средняя височная подобласть	114
Нижняя височная подобласть	115
Височно-теменно-затылочная подобласть	118
Внутреннее коленчатое тело	123
Заключение	124
Глава VI. Нижняя теменная область. <i>И. А. Станкевич</i>	128
Борозды и извилины	129
Цитоархитектоника	130
Заключение	137
Глава VII. Постцентральная и верхняя теменная области, зрительный бугор, нежные и клиновидные ядра, кожный анализатор. <i>В. М. Минаева</i>	139
Борозды и извилины	140
	395

Цитоархитектура	141
Постцентральная область	142
Верхняя теменная область	145
Зрительный бугор	151
Нежные и клиновидные ядра продолговатого мозга	153
Заключение	154
Глава VIII. Прецентральная область. Стриопаллидум, красное ядро, черная субстанция, люисово тело. Двигательный анализатор. Л. А. Кукуев	160
Борозды и извилины	161
Цитоархитектура	162
Кора прецентральной области	—
Подкорковые образования (хвостатое ядро, скорлупа, безымянная субстанция, бледный шар, люисово тело, красное ядро, черная субстанция)	165
Заключение	169
Глава IX. Лобная область. Е. П. Кононова	174
Борозды и извилины	176
Цитоархитектура	177
Заключение	191
Глава X. Инсулярная область. И. А. Станкевич	193
Борозды и извилины	194
Цитоархитектура	196
Заключение	202
Глава XI. Лимбическая область. Н. И. Цинда	205
Борозды и извилины	—
Цитоархитектура	206
Заключение	217
Глава XII. Древняя, старая и межуточная кора. Миндалевидное ядро. Ограда. И. Н. Филимонов	218
Борозды и извилины	223
Цитоархитектура	225
Древняя кора (палеокортекс)	—
Перипалеокортикальная зона	227
Старая кора (архикортекс)	228
Периархикортикальная зона	230
Миндалевидное ядро	236
Ограда, claustrum	237
Заключение	239
Глава XIII. Онтогенез проводящих путей мозга человека. С. Б. Дзугаева	240
Заключение	255
Рисунки	257
Литература	373

Под редакцией

Сархисова Семана Александровича

РАЗВИТИЕ МОЗГА РЕБЕНКА

Редактор Н. Н. Кудрявцева

Художественный редактор А. Д. Бухаров

Техн. редактор А. Б. Ящуржинская

Корректоры Г. В. Ананьев и А. Ф. Шепелева

Переплет художника В. Н. Сабурова

Сдано в набор 4/IX 1964 г.
Бум. л. 12,375. Печ. л. 24 3/4.

Подписано к печати 26/1 1965 г.
Условных 31,92 л. Уч.-изд. л. 26,56.
Заказ 1379. Цена 2 р. 01 к.

Формат бумаги 70×100¹/₁₆ д. л.
Тираж 3000 экз. ЛН-66.

Издательство «Медицина», Ленинградское отделение. Ленинград. Д-104, ул. Некрасова, 10.
Ленинградская типография № 4 Главполиграфпрома Государственного комитета Совета Министров
СССР по печати, Социалистическая, 14.

141
142
143
144
145
146
147

ная

160
161
162

уб-

ня)

165
169
174
176
177
191

193
194
196
202

205

—

206

217

ада.

218
223
225

—

227

228

230

236

237

239

240

255

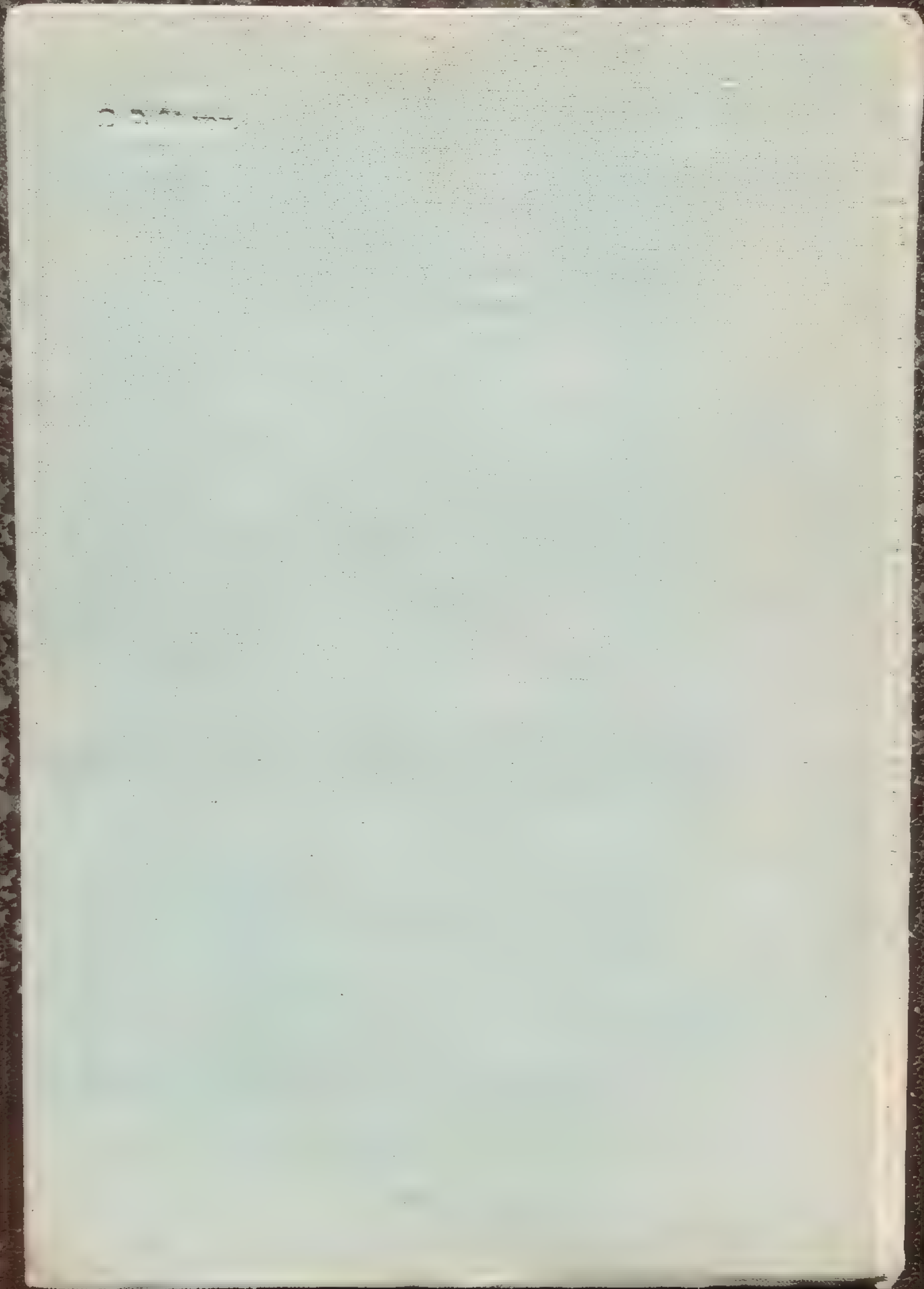
257

373

Шенер

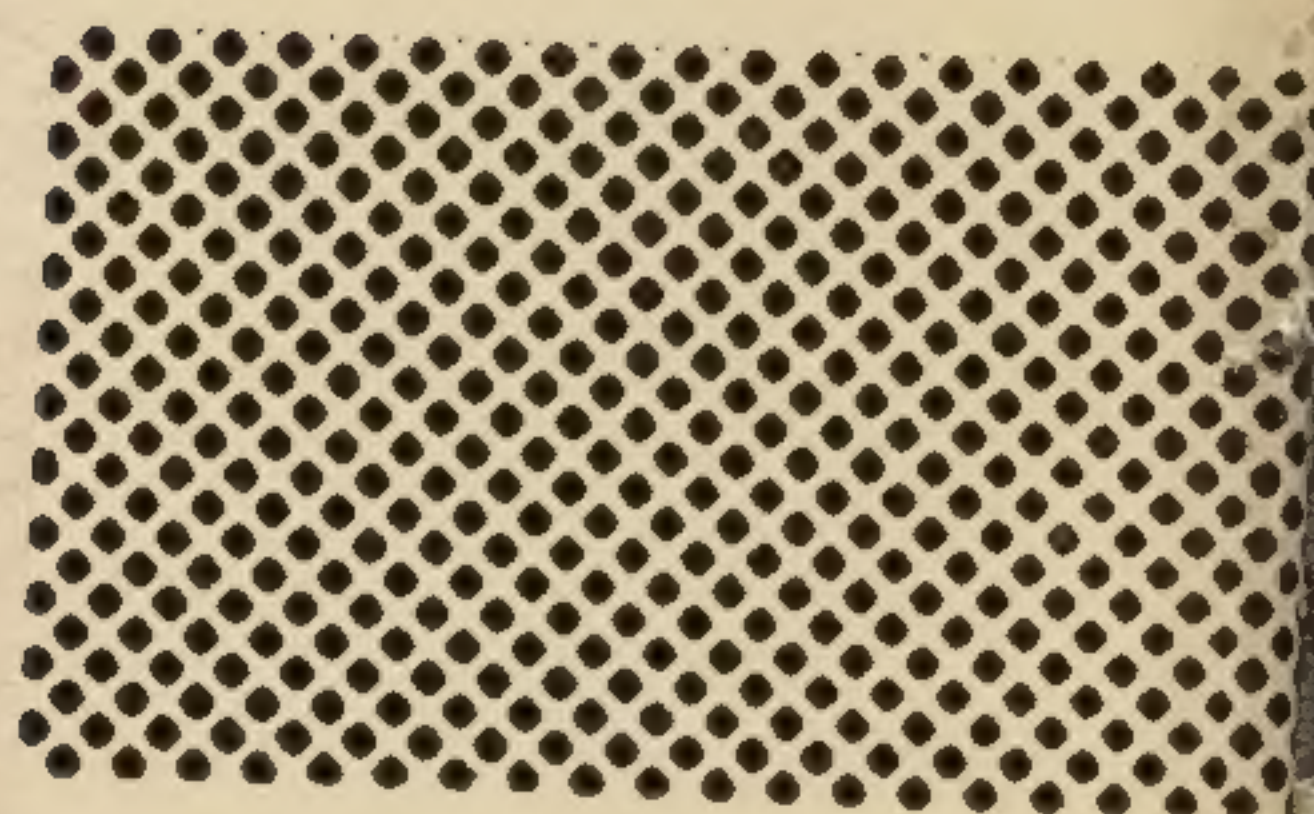
100%
3.

сова, 10
Министр



A vertical strip of a book cover, likely made of a textured material like cloth or leatherette. It features a repeating pattern of stylized, embossed motifs. The motifs appear to be floral or geometric in nature, possibly representing a traditional or historical design. The pattern is consistent across the entire length of the strip.

2 р. 01 к.



МЕДИЦИНА · 1965

3AVO3TAPLEDHKA

